

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



Eva Stebelská

Vliv lesního hospodaření na společenstva mravenců

Diplomová práce

v oboru

Ochrana a tvorba životního prostředí

Vedoucí práce: Mgr. & Mgr. Ivan H. Tuf, Ph.D.

Odborný konzultant: Mgr. Adam Véle

Olomouc 2007

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu práce Mgr. & Mgr. Ivanu H. Tufovi, Ph.D., za cenné rady a připomínky. Za všestrannou pomoc při práci v terénu, statistické analýze dat a za odborné rady patří velký dík mému konzultantovi Mgr. Adamu Vélemu. Děkuji také celé mé rodině a příteli Janu Brožkovi za trpělivost a podporu. Dále touto cestou děkuji kolegům z kruhu za mravenčí práci při přebírání vzorků. V neposlední řadě bych ráda poděkovala Václavu Klimešovi za pomoc při překladu anglických článků a kolegům z Toulcova dvora za jejich trpělivost a shovívavost.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. & Mgr. Ivana H. Tufa, Ph.D., jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 3. září 2007

Abstrakt

Stebelská, E.: Vliv lesního hospodaření na společenstva mravenců ve smrkových monokulturách

Mravenci, významná složka suchozemských ekosystémů, jsou teplomilní a jejich výskyt je silně ovlivněn mikroklimatickými podmínkami prostředí. Lesní hospodaření mění abiotické i biotické parametry prostředí. Změny těchto parametrů působí odlišně na jednotlivé druhy mravenců, čímž mění strukturu celého jejich společenstva. Cílem této práce bylo zjistit, zda se společenstva mravenců liší v závislosti na stáří porostu a určit faktory prostředí, které ovlivňují výskyt jednotlivých druhů mravenců. Výzkum probíhal ve smrkových monokulturách na jižním úpatí Jizerských hor v létě v letech 2005 a 2006. Ke studiu bylo vybráno 5 věkových kategorií lesních porostů (paseka, kultura, mlazina, tyčovina, dospělý porost), každá kategorie v 5ti opakováních. Pro určení druhové skladby společenstva mravenců v jednotlivých kategoriích byla použita metoda návnad s bílkovinnou (tuňák) a cukernou (med) potravou. Aktivita jednotlivých druhů byla vizuálně vyhodnocována každé 2,5 hodiny.

Celkem bylo nalezeno 11 druhů mravenců. Výsledky ukazují, že druhové zastoupení a relativní početnost jednotlivých druhů mravenců v různě starých porostech se odlišují. Na pasekách byly zaznamenány 3 druhy, v kulturách 7 druhů, v mlazinách 8 druhů, tyčovínách 4 druhy a v dospělých porostech 3 druhy. Dostupnost potravní nabídky, množství světla, zapojení podrostu, stáří porostu a teplota jsou faktory, které dobře vysvětlují výskyt jednotlivých druhů mravenců v jednotlivých porostních stádiích. Teplejší lokality mladších porostů vyhledávali *Formica fusca*, *Formica truncorum*, *Lasius niger*, *Camponotus herculeanus*. Druhy *Formica sanguinea*, *Lasius platythorax*, *Myrmica rubra* a *Myrmica rugulosa* dávaly přednost prosvětleným stanovištím s bohatou potravní nabídkou v bylinném podrostu. *Myrmica ruginodis* byl jediný druh vyskytující se ve všech porostních stádiích. Denní dobou byly druhy ovlivněny méně a při dešti mravenci vykazovali nižší aktivitu.

Klíčová slova: lesní hospodaření, mravenci, abiotické parametry prostředí, biotické parametry prostředí, smrkové monokultury, Jizerské hory

Abstract

Stebelská, E.: Impact of forest management on ant communities

Ants constitute an important part of terrestrial ecosystems. They are thermophilic and their occurrence is strongly affected by microclimatic conditions of the environment. Forest management is changing both abiotic and biotic environmental parameters. Fluctuations of these parameters affect various ant species differently what modifies a structure of the whole community. This study aims to discover if ant communities differ depending on a growth age and to determine environmental factors which affect occurrence of various ant species. The research was conducted in spruce monocultures at the southern foot of the Jizerské hory Mts. in summer 2005 and 2006. Five age categories of the forest growth (clearings, plantation, thinning, thicket, mature forest) were selected for testing and each category included 5 replications. A bait method with protein food (tuna fish) and with sugar food (honey) was used for species structure determination of the ant communities at each site. The activity of individual species was assessed visually every 2,5 hours.

Altogether, 11 ant species were found. Results show that species richness and relative abundance of individual ant species differ depending on the stand age. 4 species was recorded on the clearings, 7 species in the plantation, 8 species in the thinning, 4 species in the thicket and 3 in the older forest stands. Quantity of available food, quantity of light, undergrowth density, stand age and temperature are factors which well explain the occurrence of individual ant species in various growths. Warmer localities of the younger growths were occupied by *Formica fusca*, *Formica truncorum*, *Lasius niger* and *Camponotus herculeanus*. *Formica sanguinea*, *Lasius platythorax*, *Myrmica rubra* and *Myrmica rugulosa* preferred open stands with a rich food source in the undergrowth. *Myrmica ruginodis* was the only species which occurred most commonly and was present in all growth stages. Species were less affected by daytime and showed lower activity during the rain.

Key words: forest management, ants, abiotic environmental parameters, biotic environmental parameters, spruce monocultures, Jizerské hory Mts.

O B S A H

1. ÚVOD.....	6
2. VSTUP DO PROBLEMATIKY	8
2.1. Charakteristika studovaných druhů mravenců.....	8
2.2. Současný stav poznání	10
3. METODIKA	19
3.1. Popis lokality	19
3.2. Měřené charakteristiky	20
3.3. Metodika zpracování výsledků	23
4.VÝSLEDKY	24
4.1. Statistická analýza dat.....	25
4.2. Generalizované aditivní modely	27
5.DISKUZE	32
5.1. Složení společenstva mravenců ve smrkových monokulturách.....	32
5.2. Studované ekologické faktory.....	32
6. ZÁVĚR.....	43
7. LITERATURA.....	45

1. ÚVOD

Mravenci jsou významnou složkou všech terestrických ekosystémů. Vyznačují se vysokým stupněm sociální organizace a významně ovlivňují řadu složek životního prostředí. Svou činností ovlivňují půdní vlastnosti v okolí hnízd (Green et al. 1998) a také působí na strukturu a skladbu vegetace. Při sběru semen, která jsou pravidelnou součástí jejich stravy, část těchto semen ztrácejí a nepřímo tak ovlivňují své životní prostředí (Hölldobler, Wilson 1990, Wolff, Debussche 1999). Mravenci tvoří významnou součást potravních řetězců a jako dominantní predátoři působí na ostatní bezobratlé živočichy.

O mravencích víme, že jsou do jisté míry teplomilnou skupinou. Jejich rozšíření a rozmístění jejich hnízd je ovlivňováno mikroklimatickými podmínkami stanoviště (Hölldobler, Wilson 1990), jelikož teplotní podmínky mohou hrát velkou roli v reprodukci tohoto blanokřídlého hmyzu (Lopéz et al. 1992).

Mravenci jsou ke studiu zvláště vhodnou skupinou, protože vytvářejí dlouhotrvající společenstva, která jsou omezena na své stálé hnízdní lokality (Wilson 1971 in Alonso 2000). Rubem této vazby na lokalitu je však citlivost společenstev mravenců na narušení prostředí svého výskytu (Savolainen, Vepsäläinen 1989).

Lesy pokrývají přibližně 33 % rozlohy ČR. Dominantní dřevinou našich lesů je smrk ztepilý (*Picea abies*), který se nachází na 53,2 % plochy porostní půdy (Anonymous 2004). V současné době dochází ve smrkových monokulturách k umělé regeneraci a přirozená obnova je dosti vzácná. Nejčastějším způsobem obnovy smrkových monokultur je holá seč. Intenzivní hospodářské zásahy (např. probírky, prořezávky, ale zejména holoseče) mění strukturální charakteristiky lesních porostů jako jsou např. rozlohy lesních věkových tříd a zarůst vegetací. Během jednotlivých hospodářských zásahů v různě starých porostech dochází k výrazným změnám v podmínkách prostředí. Management lesních porostů ovlivňuje biotické a abiotické faktory stanovišť, a tím se mění mikroklimatické podmínky prostředí (Andersen 1995). Modifikace podmínek prostředí způsobené intenzivními hospodářskými zásahy by mohly ovlivňovat výskyt a početnosti jednotlivých druhů ve smrkových monokulturách.

Mravenci patří mezi intenzivně zkoumanou skupinu hmyzu. I přestože jsou biotopové nároky většiny našich druhů poměrně dobře známy, doposud nemáme (dostačující) poznatky o společenstvech mravenců vyskytujících se v jednotlivých věkových třídách lesa podléhajících intenzivnímu hospodaření. Existují pouze studie

hodnotící vliv managementu lučních ekosystémů na tato společenstva (Albrecht, Gotelli 2001, Braschler, Baur 2003).

Věnovala jsem pozornost vlivu lesního hospodaření na společenstva mravenců, respektive ovlivnění struktury a složení společenstva mravenců abiotickými a biotickými faktory. Cílem předložené práce je zjistit, zda se liší společenstva mravenců v různě starých smrkových porostech. Konkrétním cílem bylo odhalit vztahy mezi strukturou společenstev mravenců a vybranými abiotickými i biotickými parametry smrkové monokultury, jako jsou stáří porostu, světlo, zápoj podrostu, teplota vzduchu a teplota půdy, vlhkost, potravní nabídka, déšť a čas. Práce by rovněž měla přispět k hlubšímu poznání biologických a ekologických nároků vybraných druhů mravenců.

2. VSTUP DO PROBLEMATIKY

2.1. Charakteristika studovaných druhů mravenců

Mravenci jsou celosvětově rozšířená skupina hmyzu patřící do řádu blanokřídlých a spolu s dalším sociálním hmyzem dominují terestrickým biotopům. Biologové zatím rozlišili přibližně 9500 druhů (Hölldobler, Wilson 1995). V České republice bylo zaznamenáno 105 druhů (<http://www.mujiweb.cz/www/PeWe/>, 20.4. 2007). Všechny druhy mravenců řadíme do jediné čeledi Formicidae (mravencovití). Předmětem této práce je 11 druhů mravenců utvářející společenstva na lokalitách, kde probíhal výzkum.

***Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758)**

Mravence *M. rubra* lze považovat za typický erurytopní, vesměs hygofilní a vysoce tolerantní druh. Vyskytuje se na mezofilních až podmáčených lokalitách, např. na loukách s vysokou hladinou podzemní vody. Mezi jeho biotopy patří i antropogenní lokality jako např. zahrady a agroceózy. V lesích se vyskytuje pouze výjimečně, často je zde nahrazován druhem *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 (Czechowski et al. 2002). Zemní hnízda jsou zakládána v trsech trávy a mechu, pod kameny, v hničícím dřevu, pod kůrou. Kolonie jsou zpravidla polygynní tj. s větším počtem královen v jedné kolonii, čítají několik tisíc jedinců a tvoří polykalické kolonie (tj. funkční seskupení mateřského a dceřiných hnízd mravenců, udržujících vzájemný kontakt). Jedná se o agresivní druh, který často vede intenzivní vnitrodruhové i mezidruhové boje. Živí se zejména medovicí získávanou od mšic, ale také květním nektarem (Radchenko et al. 1997).

***Myrmica ruginodis* Nylander, 1846**

M. ruginodis je polytopní druh vlhkých lesů a otevřených stanovišť nad 1000 m n. m. Vyhýbá se suchým a světlým lokalitám. Optimální podmínky nalézá ve vlhkých jehličnatých a smíšených porostech. Zvláště hojný je na horských pastvinách (Czechowski et al. 2002). Vyskytuje se v monogynních i polygynních sociálních strukturách. Za potravu mu slouží medovice a květní nektar (Radchenko et al. 1997).

***Myrmica rugulosa* Nylander, 1849**

Oligotopní termofilní druh suchých lokalit, často se vyskytující na slunných otevřených lokalitách s nepříliš bujným rostlinstvem, ve středních lesích a na neobdělávaných

půdách. Vyskytuje se i v antropogenně ovlivněných biotopech (Czechowski et al. 2002). Hnízda si staví v půdě. Početné kolonie jsou polygynní. V potravě převládají mršiny, živí se rovněž medovicí získávanou od mšic. Typické je nevýbojné oportunistické chování (Radchenko et al. 1997).

***Manica rubida* (Latreille, 1802)**

Druh typický pro horské oblasti obvykle nad 700–800 m n.m. Obývá osvětlené kamenité oblasti zarostlé nízkým suchomilným rostlinstvem, zejména louky a pastviny (Czechowski et al. 2002). Nalezen byl i na antropogenně silně ovlivněných lokalitách jako jsou výsypky (Holec, Frouz 2005). Hnízda jsou stavěna v zemi, často pod velkými kameny. Málopočetné (stovky dělnic) polygynní kolonie vytvářejí rozsáhlé polykalické systémy. Živí se drobnými bezobratlými a medovicí získávanou od mšic.

***Formica truncorum* Fabricius, 1804**

Tento druh obývá zejména jehličnaté a smíšené lesy, v nichž preferuje xerothermní stanoviště a slunná místa jako např. mýtiny, lesní průseky či řídké porosty. Hnízda si staví v trouchnivějících pařezech částečně pokrytých suchým rostlinným materiálem. V horských oblastech jsou hnízda umístěna i pod kameny a v suti (Czechowski et al. 2002). Jedná se o polygynní druh (Elias et al. 2005).

***Formica pratensis* Retzius, 1783**

Druh suchých lokalit obývající lesní světliny, pastviny a louky. Nízká hnízda jsou obvykle obklopena prstencem vysokého rostlinstva. Středoevropské populace se vyznačují monogynií (tzn. hnízda mají jen jednu plodnou samičku) a monokalií (Czechowski et al. 2002). Živí se bezobratlými i medovicí (Hruška 1982).

***Formica fusca* Linnaeus, 1758**

Eurytopní druh obývající rozmanitá stanoviště: písčité duny, xerothermní svahy, střední lesy, mlaziny, mýtiny, rašeliniště, vlhké lesy s hustým podrostem. Hnízda si buduje v zemi, pod kameny, ve shnilých pařezech, mezi rozkládající se hrabankou i v mokřích trsech rašeliníku. (Czechowski et al. 2002). Kolonie jsou monogynní i polygynní (Hannonen et al. 2004). *F. fusca* je typickým příkladem potravních oportunistů, živí se drobnými bezobratlými, ale také medovicí a nektarem (Czechowski et al. 2002, Andersen M. 1991). Často jsou zotročováni mravencem *Formica sanguinea* Latreille, 1798 (Czechowski et al. 2002).

***Formica sanguinea* Latreille, 1798**

F. sanguinea je polytopní druh suchých lokalit. Preferuje slunná místa, zvláště mýtiny a okraje lesů. Hnízda si buduje v zemi, v horách často pod kameny. Kolonie jsou zpravidla monogynní. Vyznačuje se vysokou agresivitou, dravostí a otrokářstvím (Czechowski et al. 2002). Potravu získává sběrem medovice i lovem bezobratlých, z nichž přibližně polovinu tvoří ostatní druhy mravenců (Mori et al. 2000).

***Camponotus herculeanus* Linnaeus, 1758**

Lesní druh obývající především zastíněné jehličnaté lesy, vyskytuje se však i na slunných mýtinách. Hnízdí ve shnilých pařezech a příležitostně i v odumírajících stromech (Czechowski et al. 2002). Živí se medovicí, lovem bezobratlých a mycelii hub (Bailay 1920).

***Lasius niger* (Linnaeus, 1758)**

Obvykle obývá mírně xerothermní otevřené lokality a suché pastviny (Czechowski et al. 2002). Vyznačuje se silnou synantropií, hojný je v orné půdě, městských parcích, i na jiných uměle vytvořených plochách (Holec, Frouz 2005). Vyhýbá se zastíněné zalesněné krajině. Hnízda jsou stavěna v zemi, často pod kameny. Kolonie jsou monogynní (Czechowski et al. 2002). Potravu získávají lovem, sběrem medovice a květního nektaru (Katyama, Suzuki 2003, Portha et al. 2002).

***Lasius platythorax* Seifert, 1991**

Ve srovnání s *L. niger* zřetelně preferuje vlhčí místa. Obývá všechny typy lesa stejně jako bažiny a mokřiny (Czechowski et al. 2002). Vyhýbá se otevřeným a antropogenně ovlivněným lokalitám (Czechowski et al. 2002, Seifert 1991). Hnízdí v organickém substrátu, odumřelém dřevě, shnilých pařezech, ale také v trsech trávy (Czechowski et al. 2002). Potravní preference budou zřejmě podobné jako u druhu *L. niger*, do něhož byly původně oba taxony společně řazeny (Seifert 1991).

2.2. Současný stav poznání

Mravenci jsou díky své početnosti a významu považováni za jednu z hlavních skupin vhodných pro studium biodiverzity a monitoringu prostředí (Andersen 1991, Lobry de Bruyn 1999), např. lesní mravenci (podrod *Formica*) tvoří dominantní součást ekosystému euroasijských boreálních lesů (Domish et al. 2005). Golden a Crist (2000)

se domnívají, že poznatky o dynamice mravenců jsou nezbytné k tomu, abychom porozuměli změnám v biodiverzitě kulturní krajiny Evropy.

Na strukturu společenstva působí jak podmínky prostředí, množství zdrojů (potrava, hnízdní lokality), tak i vztahy mezi druhy. Distribuce, ekologie a chování mravenců jsou rovněž velkou mírou ovlivňovány tlakem okolí (Bestelmeyer 2000). Právě mezi- i vnitrodruhové interakce ovlivňují výskyt a aktivitu druhů, a tím i skladbu společenstva mravenců (Punntila et al. 1991, 1994, 1996, Savolainen, Vepsäläinen 1988, 1989). Složení společenstev mravenců se zdá být velkou měrou určeno teritoriálními druhy s vysokou agresivitou, zvláště lesními mravenci a otrokářskými mravenci *F. sanguinea* (Punntila et al. 1996). Punntila et al. (1994) zjistili, že v lesích Finska má významný vliv na strukturu společenstva mravenců výskyt teritoriálních lesních mravenců *Formica aquilonia* Yarrow, 1955, a to především ve starých porostech. Zatímco tito autoři tvrdí, že mezi kompetitory se silnou teritorialitou a delšími potravními cestami jsou druhové interakce důležitější než abiotické faktory, Dauber et al. (2006) nenašli vztah mezi přítomností a nepřítomností jednotlivých druhů mravenců. Obdobně ani Markó a Czechowski (2004) neprokázali vliv druhu *Formica cinerea* Mayr, 1853 na aktivitu *Lasius psammophilus* Seifert, 1992. Koexistence druhů blízko sebe je možná díky jejich časově odlišné aktivitě při shánění potravy.

Na společný výskyt druhů mravenců ve společenstvech, která jsou neustále studována, je mnoho názorů (Albrecht, Gotelli 2001). Navíc, stanovení vlivu konkurenčních interakcí na společenstva mravenců by mělo být vymezováno s jistou opatrností, neboť každý druh vykazuje odlišnou míru plastičnosti, která se odvíjí z aktuálního cyklu dané kolonie. Zejména v počáteční fázi jsou kolonie všeobecně submisivní a s jejich růstem roste jejich pozice a význam v ekosystémech (Markó, Czechowski 2004), stejně jako se mění intenzita jejich vnitro- i mezidruhových interakcí. Punntila et al. (1994) mezi další možná ovlivnění struktury společenstva mravenců řadí stáří lesa. Savolainen a Vepsäläinen (1989) tvrdí, že společenstva většiny druhů mravenců jsou závislá spíše na struktuře vegetace stejně jako na vlhkosti a teplotě půdy.

Vliv disturbancí

Druhová bohatost a hnízdní denzita mravenců jsou významně ovlivňovány charakterem biotopu. Za stejně důležité jsou považovány i měnící se podmínky prostředí, jež mohou být následkem působení rozmanitých typů disturbancí (biotické, abiotické,

antropogenně mechanické). Mravenci jsou obecně citliví nejen k působení disturbance na jejich biotopy (Greenslade, Greenslade 1977), ale i k fragmentaci prostředí (Golden, Crist 2000). Disturbance totiž ovlivňují základní vlastnosti populací, mortalitu a natalitu (Huston in Arnan et al. 2006) a střednědobý i dlouhodobý vývoj kolonie (Lopéz et al. 1992). Andersen A.N. (1990), Braschler a Baur (2003) poukazují na skutečnost, že společenstva mravenců, distribuce hnízd a jejich denzita jsou ovlivňována environmentálními disturbancemi jako je např. kosení vegetace, těžba surovin, těžba dřeva, urbanizace. Punttila et al. (1991) se domnívají, že pokles druhové bohatosti v lesních ekosystémech je zapříčiněn velmi intenzivní disturbancí. Odlesnění a fragmentace lesa způsobené antropogenní činností mají vliv na rozsáhlé ztráty druhů (Brooks et al. 2002). Floren et al. (2001) zjistili, že v asijských nížinných lesích mění antropogenní disturbance nejen skladbu společenstva mravenců, ale také dynamiku celého systému.

Druhové složení živočichů ve fragmentovaných lesích je ovlivněno velikostí zbývajících porostů (Schoereder et al. 2004). Např. monogynní lesní mravenci jsou běžnější v malých a izolovaných lesních fragmentech a jsou schopni bránit svá teritoria proti jiným teritoriálním druhům (Punttila 1996, Mabelis 1994), naopak polygynní druhy se obvykle vyskytují ve větších a méně izolovaných fragmentech (Mabelis 1994). V rozsáhlejších fragmentech starého lesního porostu mají dostatek místa pro růst svých kolonií. V takovýchto fragmentech mohou polygynní kolonie vyloučit monogynní druhy (Vepsäläinen, Pisarski 1982). Utváření společenstev, rozdíly ve skladbě a relativní abundance jsou také ovlivňovány rozdíly mezi sousedními biotopy v blízkém okolí či sousedství, kdy disturbance jednoho biotopu ovlivňuje druhý. Dauber a Wolters (2004) sledovali podstatné změny v druhovém složení na lokalitách, které sousedily se zemědělsky využívanými pozemky. V důsledku rozličného využívání půdy byla druhová bohatost významně vyšší na loukách než na okrajích orné půdy. Zároveň ovšem nebyly nalezeny žádné rozdíly v druhovém složení mezi okraji a centry zemědělsky využívaných ploch (Dauber, Wolters 2004).

Podobných výsledků docílil též kolektiv autorů Suominne et al. (1999) ve Furudalu, kde se zabývali vlivem losů na snížení hustoty borovicového korunového patra. Po okusu lesního porostu se zvýšilo množství světla pronikajícího na lesní půdu, a následkem toho došlo ke změně v druhovém složení rostlin a ke změně mikroklimatu, což ovlivnilo skladbu společenstva bezobratlých. Ačkoliv na některých lokalitách, kde výzkum probíhal, nebyla vegetace okusem příliš ovlivněna, rozdíly ve složení vrstvy

opadu ovlivnily mikroklima lesní půdy a zároveň poskytly důležitý dodatečný zdroj výživy pro půdní bezobratlé (Suominne et al. 1999).

Specifickým typem disturbance jsou lesní požáry, které často narušují společenstva mravenců severní tajgy, jak uvádějí Punttila a Haila (1996). Ti poukazují na skutečnost, že kolonie lesních mravenců jsou pravděpodobně ničeny působením ohně. Na lokalitách, kde probíhal jejich výzkum, došlo k rozsáhlému požáru. Kolonie lesních mravenců na vypálených plochách byly zničeny, naproti tomu na lokalitách sousedících s narušenými plochami lesní mravenci ovlivnění nebyli. Andersen A.N. (1991) uvádí, že v prostředích s rozdílnou intenzitou požáru jsou společenstva mravenců tvořena různými druhy. Zjistilo se, že první druhy na vypálených holosečích byly ty, které jsou schopny zakládat kolonie nezávisle – *Lasius niger* a *Camponotus herculeanus* – jen *Formica fusca* kolonizovala tuto plochu poněkud později (Punttila, Haila 1996). Nevypálené plochy, mýtiny, byly obývány hustě *Myrmica ruginodis* vždy v prvním roku studia, kdežto *M. sulcinodis* v průběhu jejich pozorování plochy nekolonizovala. Neumann (1992) poukazuje na fakt, že přímé zničení kolonií ohněm a horkem je pravděpodobně méně významné, jelikož vysoká teplota nezasahuje hluboko do půdy, kde leží komůrky královen kolonií. Změny prostředí po požáru se zdají být významnější než vliv požáru (Punttila, Haila 1996), např. vypálení vegetace má pro lesní mravence fatální následky pravděpodobně kvůli následnému nedostatku potravy (Punttila et al. 1991).

Lesní management jako typ disturbance

Punttila et al. (1994) a Niemelä et al. (1996) uvádějí, že lesní management mění charakteristiky sukcese lesních porostů, tím že dochází k předčasnému uzavírání korunového patra, ale i prosvětlování lesních ploch. Následkem toho se mění mikroklima, půdní vlhkost. Také se urychluje obnova lesních porostů. Tyto změny mají vliv na společenstva mravenců. Punttila a Haila (1996) se domnívají, že typ lesního managementu, jako je např. holosečné hospodaření, může být klíčovým faktorem ovlivňujícím početnost a distribuci jednotlivých druhů mravenců. Tento typ hospodaření může značně ovlivňovat kolonie lesních mravenců v důsledku měnícího se mikroklimatu, vegetace, měnících se potravních cest a eliminace kolonií mšic jako potravního zdroje. Při umělé obnově porostu a kultivaci lesních ploch, jež jsou součástí holosečného hospodaření, také dochází k narušení či zničení hnízd kolonií, a to hlavně

při úpravách ploch prováděných před osázením (např. při hloubkové orbě). Stejně tak je typem managementu porostů ovlivňována diverzita střevlíkovitých brouků (Domish et al. 2005). Tyto domněnky potvrzují Maeto a Sato (2002), kteří zjistili, že přeměna lesa mýtního věku na paseku měla značný vliv na druhové složení společenstva bezobratlých.

Na lesních plochách podléhajících intenzivním lesohospodářským zásahům byla abundance mravenců významně vyšší ve srovnání s plochami netěženými nebo těženými méně intenzivně (Yi, Moldenke 2005). Yi a Moldenke (2005) tento fakt vysvětlují vzrůstem heterogenity prostředí a následným zvýšením potravních zdrojů. Stejná závislost byla potvrzena u pavouků, mnohonožek (řád *Polydesmida*) a rovnokřídlých (čeleď *Gryllacrididae*) (Yi, Moldenke 2005). Také u druhové skladby společenstva mravenců byly zjištěny rozdíly. Niemelä et al. (1996) zjistili, že relativní abundance druhů se mění více než druhová diverzita, což přisuzují zejména rozdílům v biotopu. Výzkumy uskutečněné kolektivem autorů Punttila et al. (1991) probíhající ve finské tajze naznačují, že druhová bohatost mravenců v nenarušených lesích byla o něco nižší než v lesích obhospodařovaných. Uvádějí, že časný sukcesní vrchol v druhové bohatosti byl následován pozdějším poklesem, který byl pravděpodobně způsoben vyšším stupněm zápoje korunového patra a poklesem solární radiace dopadající na půdní povrch. Nejenom prosvětlení porostu, ale i zárůst vegetací má vliv na strukturu společenstev mravenců (Dauber et al. 2006). Punttila et al. (1994) prokázali, že během sukcese lesa na vlhkých lokalitách s časně se vyskytujícím uzávěrem korunového patra se utváří specifický biotop nevhodný pro druh obývající otevřenou krajinu jako je např. *Formica fusca*. Kolektiv autorů (Punttila et al. 1991) připouští, že se při lesním managementu mění druhová skladba společenstva mravenců. Po vykácení stromů v dospělém porostu objevili dva nejhojnější druhy mravenců, kteří měli prospěch z toho, že lesní mravenci zmizeli následkem změněného mikroklimatu (zvláště světelných podmínek a teploty). Autoři (Punttila et al. 1991, 1996) se shodují na předpokladu, že nalezené druhy členovců ukazují na určitý vzájemný vztah mezi strukturálními charakteristikami mikrohabitatu, stromového patra a obměnou druhů mravenců. I homogenní stanoviště skrývají velice mnoho odlišných mikrohabitatů. Při svých analýzách dospěli Elmes a Wardlaw (1982) k závěru, že i velmi malé rozdíly v těchto mikrohabitatech se mohou podílet na úspěšném rozvoji kolonií mravenců.

Dobrym prediktorem struktury společenstva mravenců je i vegetace (Retana, Cerdá 2000). Ve své studii se o tento předpoklad opírá i Gallé (1991), když tvrdí, že

vliv rostlin na společenstva mravenců je zprostředkován skrz vegetační strukturu a mikrohabitat. Přímý vliv vegetace na přítomnost a abundanci druhů v přirozených společenstvech prokázal i Morrison (1998). U kolonií *Solenopsis invicta* Buren, 1972 zaznamenali výskyt jak na otevřených pastvinách, tak i v sousedících zastíněných lokalitách s vysokou pokryvností vegetace. Abundance tohoto druhu se na lokalitách lišily velmi málo. Z jejich pozorování a výsledků vyplývá, že nedostatek světla způsobený větší denzitou vegetace limituje jen dobu jejich aktivity, nikoli výskyt (Porter, Tschinkel 1987). Naproti tomu Mabelis a Korczyńska (2001) uvádí, že během sedmi let zaniklo několik hnízdních populací v důsledku zvýšení zápoje korunového patra. V průběhu jejich výzkumu mladé borové kultury na několika plochách prosvětlili. Na prosvětlených plochách k vymizení sledovaného druhu mravenců nedošlo. I Elmes a Wardlaw (1982) připouští, že populace rodu *Myrmica* jsou do jisté míry ovlivněny zastíněním vegetace. Uvádí ovšem, že je nutné sledovat heterogenitu i uvnitř studovaných ploch, protože i velmi malé rozdíly ovlivňují jednotlivé kolonie. V některých průzkumech nemůže analýza dat oddělit příčinu od vlivu, proto si častokrát nemůžeme být jisti, zda druhové složení ovlivňují mravenci svým výběrem stanoviště nebo sami ovlivňují složení vegetace (Elmes, Wardlaw 1982). Niemelä et al. (1992) zjistili, že pavouci jsou strukturou a složením vegetace ovlivňováni více než střevlíci.

Lesní mravenci intenzivně využívají jako potravního zdroje vylučovanou medovici ze mšic žijících na stromech (Hölldobler, Wilson 1990, Pisarski, Czechowski 1994). Pro lesní mravence je medovice důležitým potravním zdrojem, ale její dostupnost není primárně determinována rostlinnými druhy. Množství zdrojů je redukováno narušením lesních porostů (Niemelä et al. 1996) zejména při holosečném hospodaření. Úbytek mšic následně působí na snížení výskytu mravenců (Punttila et al. 1991). Stejně tak změny v hustotě vegetace mohou ovlivnit hojné potravní zdroje využívané mravenci, např. množství semen a bezobratlých (chvostokoci, roupicovítí) (Punttila et al. 1991). Následkem mohou být přímé i nepřímé vlivy na druhové složení společenstev (Punttila, Haila 1996). Dauber a Wolters (2005) ve své studii především poukazují na skutečnost, že vlivy vegetace jsou nepřímé. Spočívají hlavně ve změnách v dostupnosti potravy. Nepřímé ovlivnění vegetací zjistili i Perfecto a Vandermeer (1996) – při snížení hustoty bylinného patra došlo i ke snížení množství mšic sajících na kořenech, což způsobilo snížení množství potravního zdroje. Na úspěchu kolonií se také podílí poměr pohlaví, který může být ovlivňován množstvím potravy (Deslippe, Savolaninen 1995).

Teplota

U hmyzu je teplota nejdůležitějším environmentálním podnětem, který má největší účinek na ovlivnění denního rytmu, jako je např. zvýšená či snížená aktivita (Roces, Núñez 1996). Také mravenci vykazují značnou závislost na teplotě. Důležitost teploty je zapříčiněna jejím přímým vlivem na spotřebu kyslíku, ztráty vody a transportní výdaje mravenců (Nielsen 1986). Elmes a Wardlaw (1982) uvádějí, že hnízdní teplota je jednou z nejdůležitějších environmentálních proměnných, které do jisté míry ovlivňují úspěch kolonií rodu *Myrmica*. Rovněž odhalili rozdíly, které projevovaly druhy rodu *Myrmica*, a to převážně v chování, fyziologických a sociálních rysech. Měnící se mikroklima, zejména teplota, se význačně podílí také na utváření společenstva mravenců (Andersen 1995). Také Bestelmeyer (2000) poukazuje na skutečnost, že i velmi malé odchylky či změny v mikroklimatických podmínkách se odrážejí na druhovém složení a početnosti společenstva. Pro úspěch kolonií je obzvláště důležité oslunění jejich hnízd, hlavně v brzkém jaru (Elmes, Wardlaw 1982). Gösswald (1951 in Punttila et al. 1994) potvrzují, že na úspěchu kolonie se velkou měrou podílí teplota, a to zejména v době kladení vajíček. Z jejich výsledků vyplývá, že při vysoké teplotě bylo oplodněno větší množství vajíček. Banschbach et al. (1997) zjistili, že ve slunných mikrohabitatech mají kolonie také výhodu ve zrychlení vývoje potomků.

Teplota ovlivňuje také lov a sběr potravy a další biologické aktivity (Gano, Rogers 1983, Lopéz et al. 1992). Souvislost mezi vyšší teplotou a sháněním potravy potvrzují i Albrecht a Gotelli (2001), kteří poukazují na změny v hledání potravy během dne, kdy obvykle dochází ke kolísání teplot. U zkoumaných druhů mravenců také pozorovali intenzivnější shánění potravy v teplejších měsících Lopéz et al. (1992). Shodné výsledky zaznamenali i Porter a Tschinkel (1987), kteří přímému vystavení slunci připisují zvýšení aktivity a období shánění potravy. Při svém výzkumu porovnávali aktivitu mravenců v lokalitách, jež se lišily v intenzitě a množství dopadajícího slunečního záření. Svými výsledky potvrzují, že u mnoha habitatů je oslunění nestejnorodé, tudíž odlišnosti mezi biotopy a dokonce uvnitř habitatu vysvětlují rozdíly ve shánění potravy. Obdobné rozborů, jež uskutečnili Savolainen a Vepsäläinen (1990), naznačují, že aktivita je předpovídána změnami v teplotě na povrchu půdy (písku). Z jejich výsledků vyplývá, že zvýšení teploty negativně ovlivňovalo aktivitu druhu *L. psammophilus*, který je aktivnější při nižších teplotách a zatažené obloze (Markó, Czechowski 2004). U druhu *S. invicta* byla teplota půdy

jediným průkazným prediktorem shánění potravy (Porter, Tschinkel 1987). Mravenci *S. invicta* mohou shánět potravu při vyšších teplotách, protože díky jejich redukovanému povrchu jsou tolerantnějšími k horku a méně náchylnými k vysušení (Porter, Tschinkel 1987). Mezi druhy, které shánějí potravu většinou při vyšších teplotách během dne, patří rody *Myrmica* a *Camponotus*, které jsou známé zároveň tím, že potravu shání také v noci a za nižších teplot (Savolainen, Vepsäläinen 1990), zřejmě jsou tedy eurytermní. Naopak *F. cinerea* je aktivní za slunečného a suchého počasí, většinou uprostřed dne (Markó, Czechowski 2004).

Významný faktor, jako je hnízdní teplota, může být modifikována lokálním zastíněním (Nielsen 1986). Elmes a Wardlaw (1982) tvrdí, že míra oslunění závisí rovněž na charakteru ploch, na nichž se hnízda nacházejí. Na rozsáhlých otevřených stanovištích je teplota mírně vyšší pravděpodobně kvůli řídkší vegetaci, a to napomáhá pronikání většího množství dopadajícího záření (Lopéz et al. 1992). Případná obnova vegetace zvyšuje zastínění lokalit (Elmes, Wardlaw 1982) a významně redukuje maximum hnízdní teploty (Gibb, Hochuli 2003).

Další problém je umělost laboratorních podmínek při výzkumu teplotních závislostí mravenců. V hnízdech v přírodním prostředí teplota nezůstává během dne konstantní, jak je tomu při stabilním teplotním gradientu u laboratorních kolonií, které projevují svou rytmicitu v teplotních preferencích (Roces, Núñez 1996). Lopéz et al. (1992) poukazují na teplotní charakteristiky v rozsáhlých a malých otevřených stanovištích. Ve své studii naznačují, že existuje jistá vzájemná vazba mezi vnitřní a vnější teplotou vegetace, která je velmi proměnlivá za úsvitu a méně za soumraku. Další jejich poznatek souvisí s velikostí studovaných ploch. Na malých lokalitách chráněných vegetací zaznamenali vliv skleníkového efektu, který se projevuje vyšší teplotou uvnitř vegetace, zejména u trav; listnaté stromy vykazují teplotu nižší. Naproti tomu ve velkých otevřených oblastech se tento skleníkový efekt ztrácí. V oblastech nezarostlých vegetací dochází k silnějšímu odvětrávání a kolísání teplot (Lopéz et al. 1992). Pro druhy, jež se vyskytují na takovýchto otevřených, velmi proměnlivých a chladnějších stanovištích, je problémem zachovat konstantní vysokou hnízdní teplotu. V těchto oblastech mravenci regulují své hnízdní teploty pomocí výběru mikrostanoviště (Banschbach et al. 1997).

Bestelmeyer (2000) se zmiňuje o tom, že extrémně vysoké teploty mohou být pro mravence stresující. Vysoká teplota na jednu stranu sice vývoj potomstva zrychluje, na druhou stranu ale mravenci při vyšších teplotách rychleji vysychají (Banschbach et

al. 1997). Mravenci jsou nejen ovlivněni vlivy způsobenými prostředím, ale oni sami naopak mohou ovlivňovat jiné druhy a působit na jiné taxony (Dauber, Wolters 2004). Elmes, Wardlaw (1982) se domnívají, že mravenci si raději vybírají vhodná místa, než je sami vytvářejí.

Stáří porostu

Stáří lesa a přítomnost nejběžnějších druhů lesních mravenců ovlivňuje společenstva mravenců jako celek (Punntila et al. 1994). Stáří porostu má dokonce větší význam, než přítomnost konkrétních druhů dřevin (Maeto, Sato 2002). Rovněž jednotlivá porostní stádia jsou vyhledávána odlišnými druhy mravenců. Punntila a Haila (1996) uvádějí, že jejich studijní plocha je charakterizována mozaikou mladých lesních porostů různého stáří a zásahy lesního hospodaření. Změny těchto charakteristik odrážejí rozdílné kolonizace stanovišť mravenci a také mnoha způsoby ovlivňují rozdělení druhů na submisivní a dominantní (Punntila et al. 1996).

Mravenci se vyznačují pozoruhodnou prostorovou distribucí již v prvním roce po holoseči (Punntila et al. 1991). V mladých porostech a jehličnatých kulturách se některé druhy žijící v lese nevyskytují, ale objevují se zde druhy preferující otevřená stanoviště (Maeto, Sato 2002). Punntila et al. (1996) ve svých výzkumech zjistili, že společenstva mravenců v mladých porostech byla ovlivňována mezidruhovými interakcemi. V mladších porostech dominovali *F. sanguinea* a ve starších teritoriální lesní mravenci. Ve starších porostech dominovala *F. aquilonia* a potlačovala zvláště jiné agresivní druhy, kdežto submisivní druhy byly ovlivňovány méně (Punntila et al. 1996). Počty druhů mravenců v mladších porostech jsou ve srovnání s počty druhů ve starých porostech nízké (Punntila et al. 1994). V dospělém porostu docházelo k rychlejšímu poklesu počtu druhů pavouků než střevlíků a mravenců. Zajímavá je i skutečnost, že pavouci otevřených lokalit mají lepší schopnost kolonizace než nalezené druhy mravenců a střevlíků (Niemelä et al. 1996).

3. METODIKA

3.1. Popis lokality

Geografická charakteristika území

Výzkum probíhal v oblasti Černostudničního hřebene na jižním úpatí Jizerských hor. Lokality se nacházely v katastrálních územích obcí Vrkoslavice, Nová Ves nad Nisou a Hut'. Z geomorfologického hlediska území spadá do Krkonošské oblasti, celku Jizerské hory, podcelku Jizerské hornatiny, okrsku Tanvaldské hornatiny a Černostudnický hřbet (Boháč, Kolář 1996). Směrem k jihu přechází pohoří Jizerských hor v členitou vrchovinu, rozčleněnou hustou sítí erozních údolí (Mackovčín et al. 2002). Lokality se nacházejí na hnědých půdách kyselých a na hnědých půdách extrémně kyselých (Tomášek 2003).

Studovaná lokalita se nachází v nadmořské výšce cca 620–760 m n. m., tedy v šestém lesním vegetačním stupni – smrkobukovém.

Klimatická charakteristika území

Sledovaná lokalita se nachází v mírně teplé oblasti MT4 (Quitt 1975). Průměrné teploty a srážkové úhrny zájmového území jsou uvedeny v tabulkách 1, 2. V tabulce 2 je uveden za období 1961–1990 průměrný srážkový úhrn.

Tab. 1: Dlouhodobé průměrné měsíční a roční teploty (°C) naměřené na klimatologické stanici Liberec (1961-1990) a průměrné měsíční a roční teploty v letech výzkumu (2005, 2006)

rok/měsíc	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	roční průměr
1961-90	-2,5	-1,2	2,3	6,6	11,7	14,8	16,2	15,8	12,4	8,3	2,9	-0,8	7,2
2005	0,2	-3,0	1,2	9,1	12,9	15,5	17,9	15,5	14,3	9,9	2,5	-0,5	8,0
2006	-4,7	-2,7	0,0	7,8	12,5	16,9	21,9	15,2	16,2	10,6	6,1	3,0	8,6

Zdroj: <http://www.chmi.cz/meteo/ok/infklim.html>, 31. 7. 2007

Tab. 2: Dlouhodobé průměrné srážkové úhrny (mm) naměřené na klimatologické stanici Liberec (1961-1990) a měsíční srážkové úhrny v letech výzkumu (2005, 2006)

rok/měsíc	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	roční úhrn
1961-90	53,3	46,2	48,9	58,2	80,2	84,9	87,9	88,4	65,4	59,6	63,1	67,3	803,4
2005	91,9	68,5	36,8	21,3	70,2	76,8	123,9	91,4	65,0	14,5	41,4	88,1	789,8
2006	25,6	57,1	56,5	69,3	81,2	83,9	36,2	234,8	33,7	55,7	58,6	59,4	852,0

Zdroj: <http://www.chmi.cz/meteo/ok/infklim.html>, 31. 7. 2007

Charakteristika lesních porostů

Ke studiu byly vybrány monokulturální smrkové porosty odlišného věku. Všechny porosty se nacházejí v revíru Černá Studnice (Lesní správa Jablonec nad Nisou, LČR). Při výběru porostů byl kladen důraz na to, aby tvořily chronosekvenci skládající se z následujících typů porostů (obr.1): **paseka** (2-3 roky) – část lesa, na kterém byl zcela odstraněn porost, příp. již zasázen porost nový, horní výška porostu dosahuje max. 1 m; **kultura** (3-9 let) – horní výška porostu do 2 m; **mlazina** (8-19 let) – horní výška porostu 2-6 m; **tyčovina** (34-43 let) – horní výška porostu min. 13 m a **dospělý porost** (88-108 let). Každý porost byl v naší studii zastoupen pětkrát, v každém porostu byla vyznačena studijní plocha ve tvaru čtverce o délce strany přibližně 20 m, čili bylo studováno 5×5 ploch. Uvedené hodnoty stáří porostu byly zaznamenány v roce 2005.

3.2. Měřené charakteristiky

Potravní nabídka byla zjišťována pomocí zemních pastí a smýkání vegetace. Na každé ploše bylo po obvodu umístěno šest zemních pastí. Zemní pasti byly exponovány třikrát za sezónu, vždy po dobu 10 dnů. Smýkání na každé ploše probíhalo po dobu 10 min., třikrát za sezónu.

Teplota půdy a teplota vzduchu byla měřena pomocí dataloggeru Comet R0122, který měl jedno čidlo umístěno 20 cm od povrchu půdy a druhé, externí, cca 1 cm pod povrchem půdy. Teploty byly zaznamenávány během celé sezóny periodicky každých 20 minut. V rámci statistického vyhodnocování dat byly ke každému pozorování přiřazeny časově nejbližší naměřené teploty.

Světlo dopadající na povrch půdy bylo měřeno jednou za rok během jednoho dne při zatažené obloze, která zajišťovala rovnoměrný jas slunečního záření. Na každé ploše bylo množství dopadajícího světla měřeno na 10 různých místech. Ze získaných údajů bylo spočítáno průměrné množství světla dopadajícího na půdní povrch dané plochy.

Relativní vlhkost – přibližné kvantitativní určení vlhkosti v okolí každé návady. Pro orientační stanovení vlhkosti byl rozsah možných hodnot (0–100 %) rozdělen do 5 intervalů po 20 %.

Podrost – přibližné kvantitativní určení pokryvnosti bylinného podrostu (E1). Pro orientační stanovení pokryvnosti podrostu byl rozsah možných hodnot (0–100 %) rozdělen do 5 intervalů po 20 %.

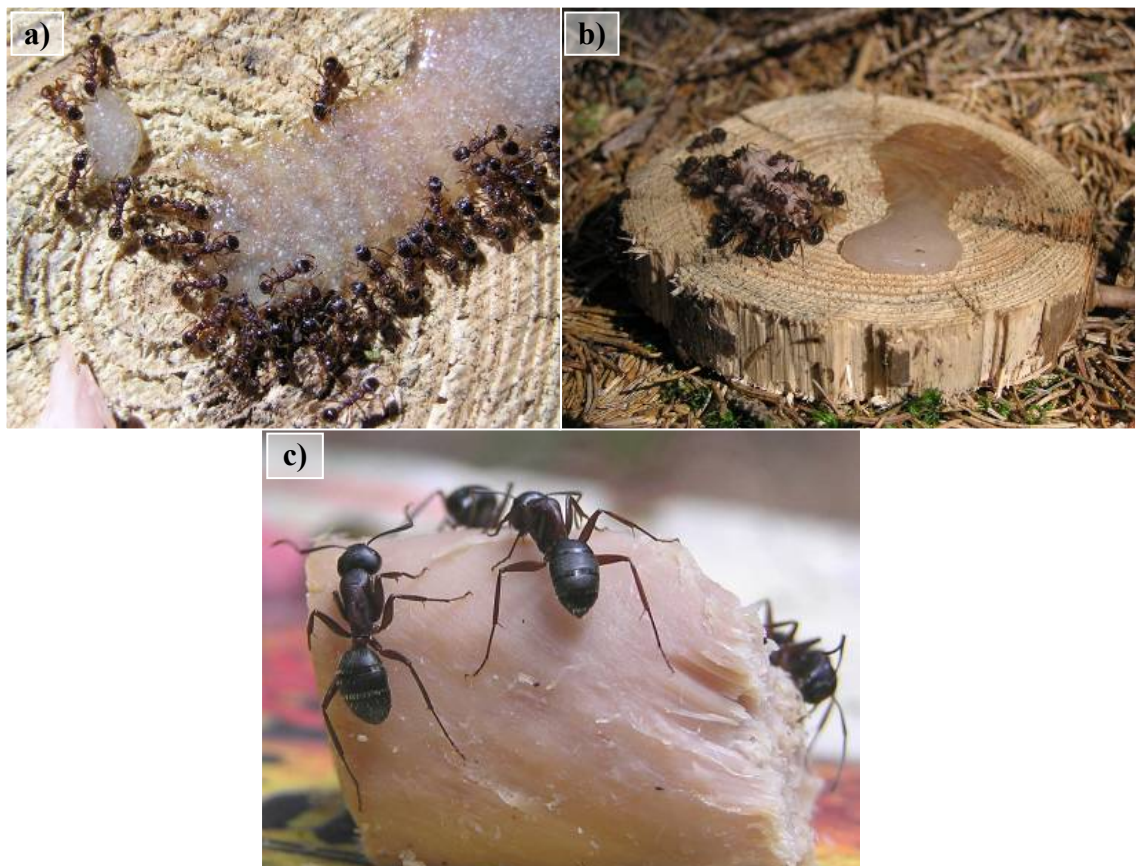
Obr. 1: Chronosekvence studovaných lesních typů porostů: a) paseka, b) mlazina, c) kultura, d) tyčovina, e) dospělý porost.



Aktivita dělnic byla zjišťována pomocí návnad – na živočišné a rostlinné složce byl periodicky počítán počet dělnic jednotlivých druhů (obr. 2). Ve vzdálenosti cca půl metru byla u každé pasti instalována na papírovém pivním podtáčku nebo kolečku ze dřeva (průměr 10 cm) návnada skládající se z cukerné (med) a bílkovinné (konzervovaný tuňák) potravy. Každá plocha byla sledována 3× za sezónu po dobu 2 dnů. Pozorování na návnadách proběhla v letních měsících v letech 2005 a 2006.

Během každého pozorovacího dne byly návnady periodicky 5× zkontrolovány v intervalu přibližně 2,5 hodiny. Pozorování probíhala v době od 8 do 19 hodin středoevropského letního času. Během kontrol byly zaznamenávány druhy a počty jednotlivých druhů mravenců vyskytujících se na návnadách. Na konci každého jednodenního pozorování byly mravenci po posledním odečtu sebráni a určeni pomocí lupy. Jako kontrolu nalezených druhů jsem použila vzorky ze zemních pastí.

Obr. 2: Aktivita dělnic pozorovaná na návnadách: a) *Myrmica ruginodis* – nejčastěji se vyskytující druh, b) *Formica pratensis*, c) *Camponotus herculeanus*



3.3. Metodika zpracování výsledků

Statistická analýza dat

Data jsem analyzovala metodami mnohorozměrných ordinačních technik, které umožňují testovat hypotézy se vztahem k závislým proměnným a charakteristikám proměnných prostředí (Lepš, Šmilauer 2003). Analýzy jsem provedla v programovém balíku CANOCO for Windows 4.5[©] (Ter Braak, Šmilauer 1998).

Vlastní postup analýzy byl následující. Nejprve jsem prostřednictvím DCA (*detrendovaná korespondenční analýza*) stanovila délku gradientu v „druhových datech“. Gradient byl dlouhý (4,24), proto jsem v dalším kroku zvolila přímou kanonickou metodu CCA (*kanonická korespondenční analýza*) s unimodální odezvou v druhových datech. V analýze jsem kladla důraz na korelace mezi druhovými daty, druhová data nebyla nijak transformována. Pro výběr průkazných environmentálních faktorů jsem použila automatickou selekci. Jako kovariáty jsem při analýzách použila *datum* a *lokalitu*. Pro testování významnosti vztahů mezi závislými a nezávislými faktory jsem použila Monte-Carlo permutačního testu (o 5 000 permutacích).

Součástí analýz byla rovněž tvorba regresních modelů, konkrétně se jednalo o GAM (generalizované aditivní modely). Modely jsem vytvořila k vyjádření vlivu a významnosti vybraným faktorů prostředí (čas, stáří porostu, teplota vzduchu, teplota půdy) na jednotlivé druhy mravenců. Všechny modely byly rovněž vytvořeny v programovém balíku CANOCO, konkrétně v programu CanoDraw for Windows 4.0[©]. Modely vycházejí z poissonovské distribuce.

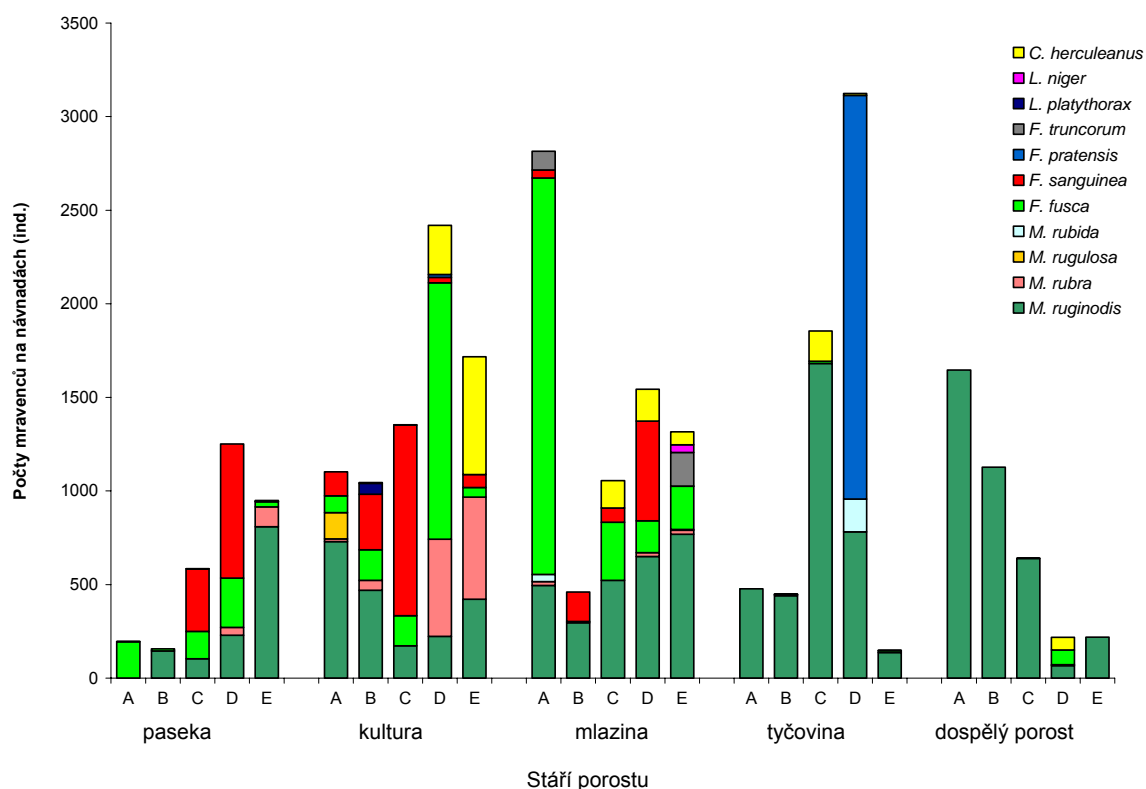
4. V Ý S L E D K Y

Na výzkumných plochách bylo zaznamenáno celkem 11 druhů mravenců. Nejméně druhů se vyskytovalo na pasekách, v tyčovínách a v dospělých porostech, nejvíce v kulturách a mlazínách (tab. 3).

Tab. 3: Seznam nalezených druhů mravenců (pozorování na návnadách) a jejich přítomnost (+) či nepřítomnost (-) v jednotlivých typech porostu

Název druhu	typ porostu				
	Paseka	Kultura	Mlazina	Tyčovina	Dospělý porost
<i>Myrmica ruginodis</i>	+	+	+	+	+
<i>Myrmica rubra</i>	+	+	+	-	-
<i>Myrmica rugulosa</i>	-	+	-	-	-
<i>Manica rubida</i>	-	-	+	+	-
<i>Formica fusca</i>	+	+	+	-	+
<i>Formica sanguinea</i>	+	+	+	-	-
<i>Formica pratensis</i>	-	-	-	+	-
<i>Formica truncorum</i>	-	-	+	-	-
<i>Lasius platythorax</i>	-	+	-	-	-
<i>Lasius niger</i>	-	-	+	-	-
<i>Camponotus herculeanus</i>	-	+	+	+	+

Obr. 3: Počty jednotlivých druhů a jejich abundance na návnadách v jednotlivých porostních stádiích



Počet jednotlivých druhů mravenců se v porostních stádiích lišil. Na pasekách byly zaznamenány 4 druhy, v kulturách 7 druhů, v mlazinách 8 druhů, v tyčovinách 4 druhy a v dospělých porostech 3. Ve všech dospělých porostech se vyskytoval jen jeden druh (*M. ruginodis*), pouze na ploše D byly zaznamenány tři druhy. Na pasekách při vyšším počtu druhu *F. sanguinea* byl zaznamenán nižší počet *F. fusca* a *M. ruginodis*.

4.1. Statistická analýza dat

Význam a průkaznost jednotlivých prediktorů, zjišťovaných pomocí CCA, jsou uvedeny v tab. 5. První kanonická osa vysvětluje 39,5 % variability, všechny kanonické osy 68 %. Celý model je statisticky významný (Monte-Carlo permutační test, 5000 permutací, $F = 44,5$, $p < 0,001$). Korelace os s jednotlivými faktory prostředí jsou uvedeny v tab. 5.

Tab. 4: Sumární přehled vysvětlené variability hlavních os RDA modelu

Osa	1	2	3	4
Variabilita vysvětlená danou osou (Eigenvalues)	0,395	0,164	0,064	0,057
Korelace závislých a nezávislých proměnných (Species-environment correlations)	0,648	0,438	0,269	0,258
Celkové procento variability vysvětlené závislými proměnnými (Cumulative percentage variance of species data)	4,4	6,3	7,0	7,6
Celkové procento variability vysvětlené závislými i nezávislými proměnnými (C. p. v. of species-environment relation)	53,8	76,1	84,8	92,6

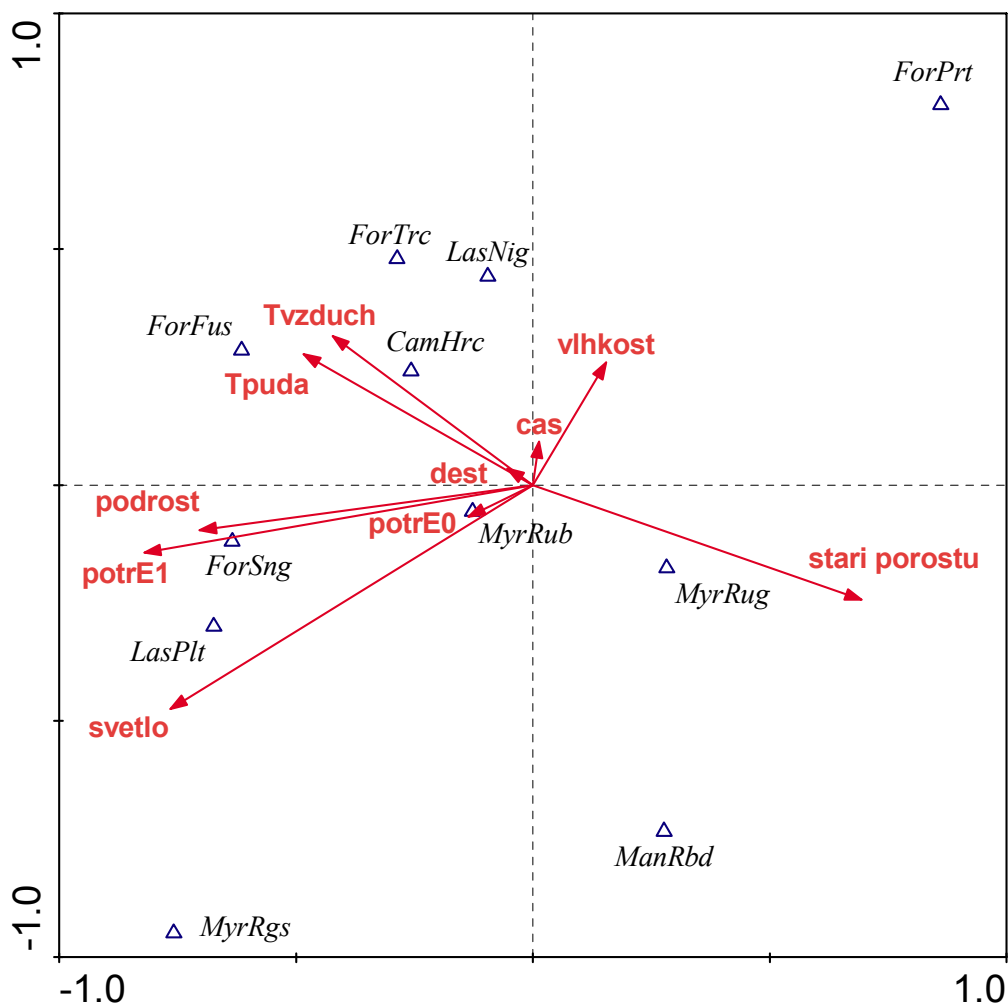
Tab. 5: Výsledky CCA analýzy šesti nezávislých faktorů prostředí

Nezávislá proměnná	1. osa	2. osa	3. osa	4. osa	F	I. F. •
<i>potravní nabídka smyky</i>	-0,5440	-0,0642	-0,0357	-0,0267	164,45	2,8337
<i>světlo</i>	-0,5091	-0,2129	0,0012	-0,0071	61,76	2,2929
<i>stáří porostu</i>	0,4706	-0,1114	0,0858	0,0308	59,04	1,8534
<i>teplota půdy</i>	-0,3216	0,1241	0,1148	0,1507	46,47	2,3502
<i>podrost</i>	-0,4835	-0,0443	0,0641	-0,1120	42,01	2,9842
<i>vlhkost</i>	0,1054	0,1194	-0,0995	0,0317	23,21	1,2344
<i>teplota vzduchu</i>	-0,2795	0,1407	-0,0206	0,1443	16,61	2,1312
<i>potravní nabídka pasti</i>	-0,0906	-0,0300	-0,0116	-0,0475	9,02	1,1690
<i>děšť</i>	-0,0350	0,0155	0,0209	-0,0966	4,98	1,0334
<i>čas</i>	0,0085	0,0404	0,0305	0,0472	3,46	1,0421

• I.F. – inflation factor, $p < 0,01$

Z výsledků vyplývá, že prediktory vysvětlujícími největší část variability jsou přítomnost *potravní nabídky* v bylinném patře (*smyky*), *světlo*, *stáří porostu*, *teplota půdy* a *podrost*. Méně významné faktory jsou *vlhkost* lokality, *teplota vzduchu* a *potravní nabídka* epigeonu (*pasti*). Mezi nejméně významné faktory ovlivňující přítomnost druhů mravenců na návnadách patří *děšť* a *čas*.

Obr. 4: Ordinační diagram znázorňující korelaci závislých (druhových) a nezávislých (environmentálních) faktorů prostředí. Kanonické osy vysvětlují 73,5 % variability. *ForTrc* – *Formica truncorum*, *ForFus* – *Formica fusca*, *ForPrt* – *Formica pratensis*, *ForSng* – *Formica sanguinea*, *MyrRub* – *Myrmica rubra*, *MyrRug* – *Myrmica ruginodis*, *MyrRgs* – *Myrmica rugulosa*, *ManRbd* – *Manica rubida*, *LasPlt* – *Lasius platythorax*, *LasNig* – *Lasius niger*, *CamHrc* – *Camponotus herculeanus*, Tvzduch – teplota vzduchu, Tpuda – teplota půdy, potrE1 – potravní nabídka v bylinném patře, potrE0 – potravní nabídka (epigeon)



Ordinační diagram ukazuje výskyt jednotlivých druhů mravenců v závislosti na měřených faktorech prostředí. Je zřejmé, že *M. ruginodis* se oproti ostatním zaznamenaným druhům vyskytuje častěji ve starších porostech. Výskyt mravence *F. fusca* je závislý na teplotě půdy a vzduchu. Přítomnost druhů *F. truncorum* a *L. niger* byla zaznamenána zejména na lokalitách s vyšší teplotou vzduchu a teplotou půdy. Na teplejších lokalitách byl zaznamenán i *C. herculeanus*, jehož výskyt je zároveň negativně korelován se stářím porostu. *F. sanguinea* se vyskytuje na lokalitách s bohatou bylinnou vegetací a potravní nabídkou, jež jsou spolu silně korelovány. Na světlých lokalitách s bohatou potravní nabídkou se vyskytuje i *L. platythorax*. U druhu

M. rubra je patrná přítomnost na světlých a sušších lokalitách s četnou potravní nabídkou v epigeonu i v bylinné vegetaci. Pozitivní závislost na světle vykazuje *M. ruginodis*, též pozitivně ovlivněná potravní nabídkou a podrostem. Naopak *F. pratensis* se vyskytuje především na tmavších a vlhčích lokalitách.

4.2. Generalizované aditivní modely

Výsledky GAM jsou zapsány v tabulce č. 6 a zobrazeny na obr. 5 až 10.

Tab. 6: Variabilita závislých proměnných vysvětlená jednotlivými prediktory. Poissonova distribuce, DF = 4982; závislosti, které nebylo možno spočítat kvůli nedostatku dat, jsou označeny pomlčkou.

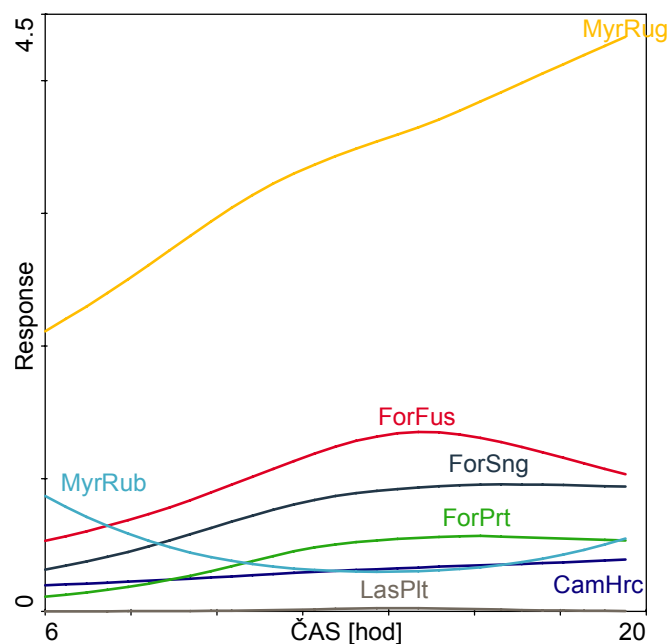
Prediktor	Druh	ΔD	F	p	AIC
čas	CamHrc	7890,07	4,35	<0,01	7917,091
čas	ForFus	21906,12	13,42	<0,01	2,20E+04
čas	ForPrt	17630,61	4,57	<0,01	1,78E+04
čas	ForSng	20708,84	7,34	<0,01	2,08E+04
čas	ForTrc	–	–	–	–
čas	LasNig	–	–	–	–
čas	LasPlt	649	6,98	<0,01	670,878
čas	ManRbd	–	–	–	–
čas	MyrRgs	–	–	–	–
čas	MyrRub	14537,28	3,13	<0,01	1,47E+04
čas	MyrRug	48414,66	9,63	<0,01	4,85E+04
stáří porostu	CamHrc	7737,95	21,41	<0,01	7764,757
stáří porostu	ForFus	20034,64	107,45	<0,01	2,01E+04
stáří porostu	ForPrt	11830,87	308,79	<0,01	1,19E+04
stáří porostu	ForSng	20183,25	22,02	<0,01	2,03E+04
stáří porostu	ForTrc	2349,77	58,74	<0,01	2376,18
stáří porostu	LasNig	413,21	30,08	<0,01	421,701
stáří porostu	LasPlt	–	–	–	–
stáří porostu	ManRbd	2184,41	22,87	<0,01	2230,644
stáří porostu	MyrRgs	1665,39	8,6	<0,01	1742,894
stáří porostu	MyrRub	14039,33	13,55	<0,01	1,42E+04
stáří porostu	MyrRug	40536,24	274,35	<0,01	4,06E+04
teplota půdy	CamHrc	7789,94	15,51	<0,01	7816,823
teplota půdy	ForFus	20393,3	87,85	<0,01	2,05E+04
teplota půdy	ForPrt	17499,16	7,05	<0,01	1,77E+04
teplota půdy	ForSng	20261,09	21,06	<0,01	2,04E+04
teplota půdy	ForTrc	2720,26	7,82	<0,01	2774,135
teplota půdy	LasNig	454,24	9,73	<0,01	467,575
teplota půdy	LasPlt	630,8	3,11	<0,01	682,52
teplota půdy	ManRbd	2341,45	6,85	<0,01	2425,649

Tab. 6 - pokračování

prediktor	druh	ΔD	F	p	AIC
teplota půdy	MyrRgs	–	–	–	–
teplota půdy	MyrRub	14129,77	11,44	<0,01	1,43E+04
teplota půdy	MyrRug	46291,25	65,27	<0,01	4,64E+04
teplota vzduchu	CamHrc	7865,51	7,2	<0,01	7892,117
teplota vzduchu	ForFus	20589,15	80,73	<0,01	2,06E+04
teplota vzduchu	ForPrt	17287,89	11,59	<0,01	1,74E+04
teplota vzduchu	ForSng	20097,5	26,49	<0,01	2,02E+04
teplota vzduchu	ForTrc	2579,55	20,4	<0,01	2621,114
teplota vzduchu	LasNig	453,95	9,9	<0,01	467,211
teplota vzduchu	LasPlt	670,54	3,27	0,04	697,608
teplota vzduchu	ManRbd	–	–	–	–
teplota vzduchu	MyrRgs	–	–	–	–
teplota vzduchu	MyrRub	14230,37	9,67	<0,01	1,44E+04
teplota vzduchu	MyrRug	46931,31	46,46	<0,01	4,71E+04

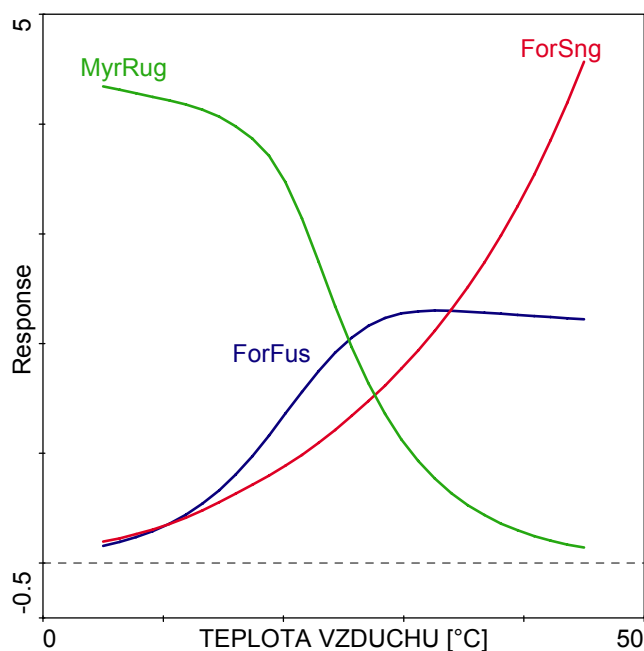
Modely ukazují, že nejnižší výskyt druhů *F. fusca*, *F. sanguinea*, *F. pratensis* a *L. platythorax* byl zaznamenán v ranních hodinách. Jejich početnost narůstala cca od 10. hod, vrcholila kolem 15. hodiny a po té mírně klesala či stagnovala. Početnost *M. ruginodis* se zvyšovala během celého dne, naopak výskyt *M. rubra* byl nejvyšší v ranních a večerních hodinách (obr. 5).

Obr. 5: GAM závislosti aktivity druhů na denní době (čas)

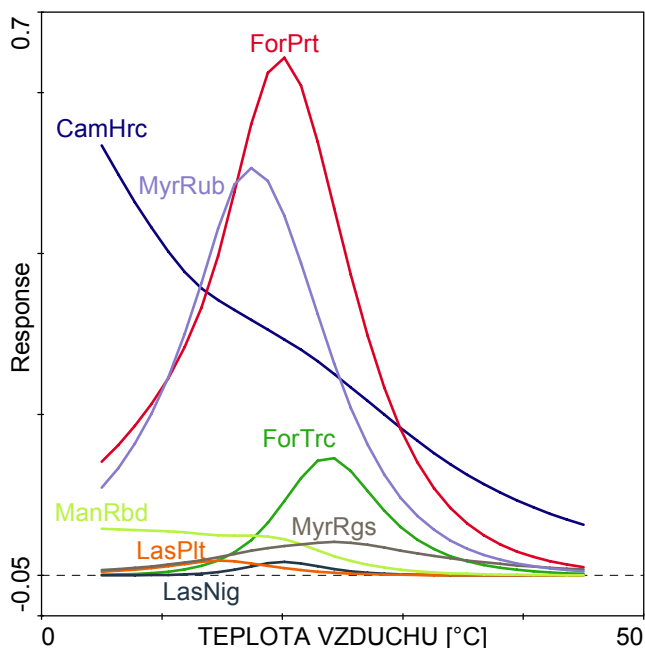


Při nízké teplotě vzduchu byl na návnadách zaznamenán nejvyšší výskyt druhů *M. ruginodis*, *C. herculeanus* a *M. rubida*. Jejich aktivita s rostoucí teplotou klesala. Při teplotách pohybující se kolem 20°C byl zaznamenán nevyšší výskyt u mravenců *M. rubra* a *F. pratensis*. Aktivita mravence *F. fusca* stoupala se vzrůstající teplotou, a to až do teploty cca 30 °C, další nárůst teploty již neměl na jeho aktivitu vliv. Naopak u mravence *F. sanguinea* se aktivita s rostoucí teplotou neustále zvyšovala (obr. 6, 7).

Obr. 6: GAM závislosti aktivity druhů na teplotě vzduchu

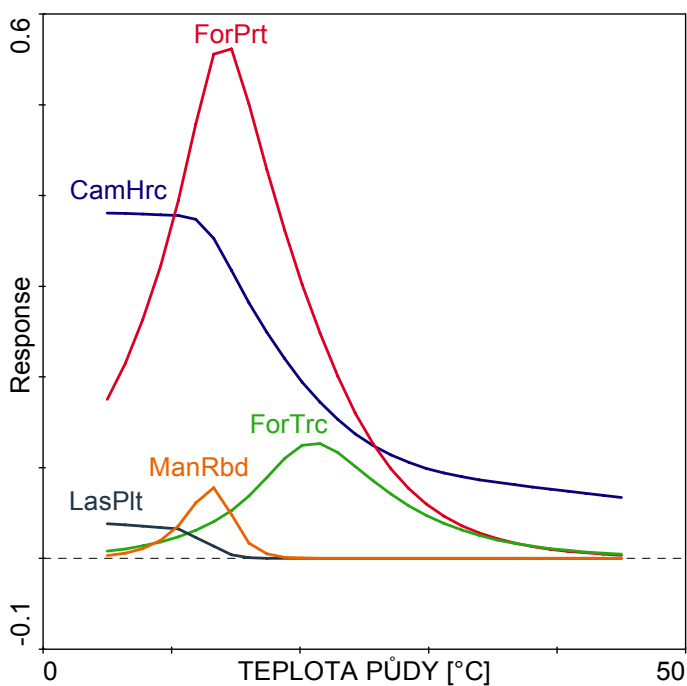


Obr. 7: GAM závislosti aktivity druhů na teplotě vzduchu

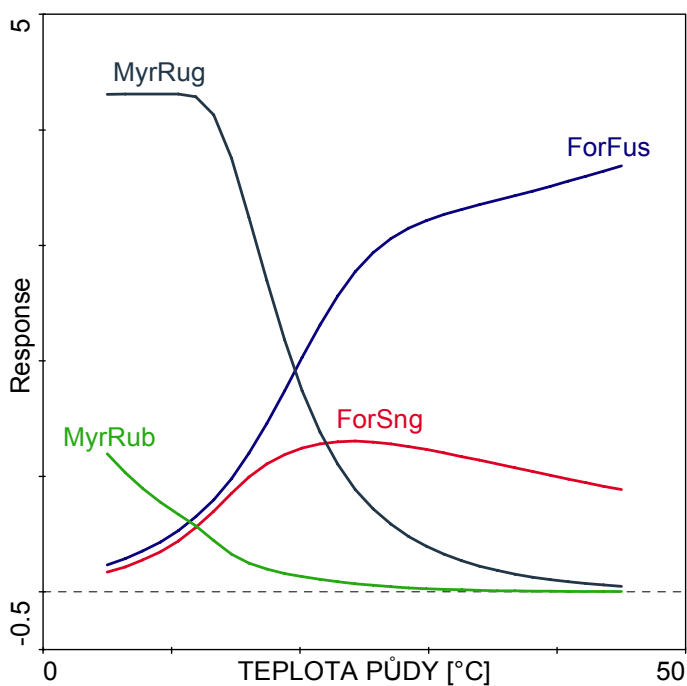


Druhy *M. ruginodis*, *M. rubra*, *C. herculeanus* a *L. platythorax* byly nejaktivnější při nižších teplotách půdy, s rostoucí teplotou půdy jejich početnost na návadách klesala či stagnovala. Naopak aktivita druhu *F. fusca* vzrůstala se zvyšující se teplotou půdy. U *F. pratensis* a *M. rubida* byl zaznamenán nejvyšší výskyt při teplotě půdy pohybující se kolem 15 °C, u *F. truncorum*, *F. sanguinea* kolem 20 °C (obr. 8, 9).

Obr. 8: GAM závislosti aktivity druhů na teplotě půdy

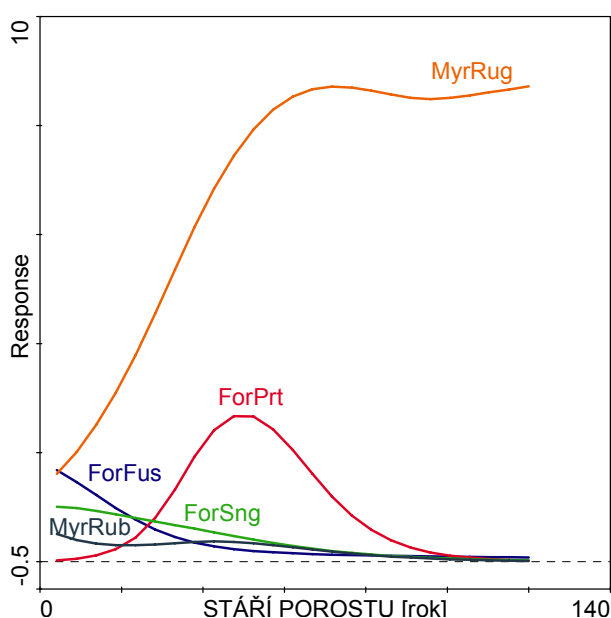


Obr. 9: GAM závislosti aktivity druhů na teplotě půdy

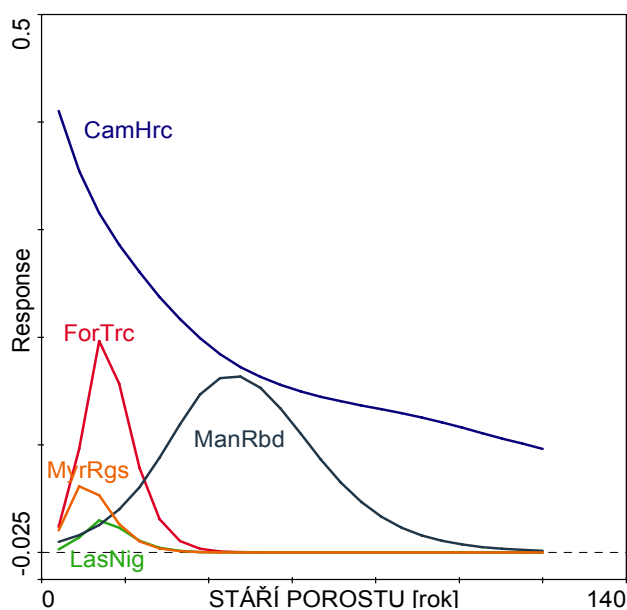


Stáří porostu je významným faktorem ovlivňujícím přítomnost jednotlivých druhů mravenců. Druh *M. ruginogis* se vyskytoval ve všech pěti zkoumaných porostních stádiích. Nejpočetněji byl zaznamenán v porostech padesátiletých až sedmdesátiletých (tyčoviny, dospělý porost). V dospělých porostech (nad 80 let) již jeho početnost stagnovala. U *F. fusca*, *F. sanguinea*, *C. herculeanus* a *M. rubra* byl jejich nejvyšší výskyt zaznamenán v kulturách. S dalším nárůstem věku porostu docházelo ke snižování jejich početností. Mravenci *F. truncorum*, *M. rugulosa*, *L. niger* byli nejpočetnější v mlazinách. U druhů *M. rubida* a *F. pratensis* byl nejvyšší výskyt zaznamenán v tyčovínách (obr. 10, 11).

Obr. 10: GAM závislosti aktivity druhů na stáří porostu



Obr. 11: GAM závislosti aktivity druhů na stáří porostu



5. DISKUSE

5.1. Složení společenstva mravenců ve smrkových monokulturách

Na zkoumané lokalitě bylo nalezeno 11 druhů mravenců (tab. 4), což je 10,5 % z celkové počtu druhů žijících v České republice (<http://www.mujweb.cz/www/PeWe/>, 20.4. 2007). Punntila et al. (1991) zkoumali společenstva mravenců ve třech věkových třídách lesního porostu na jihu Finska. Na plochách s holosečným hospodařením zaznamenali celkem 22 druhů. Obdobných výsledků dosáhli titíž autoři (Punntila et al. 1996), když zaznamenali 24 druhů, tedy téměř polovinu druhů Finska (Hölldobler, Wilson 1997). Vyšší počet druhů nalezených ve Finsku může být způsoben např. rozdíly v lesním hospodaření. Při hospodaření v severských zemích jsou ponechávány v jehličnatých porostech prosvětlené plochy s náletovými pionýrskými dřevinami (např.: bříza bělokorá, bříza pýřitá, topol osika; Yrjöla 2002), kdežto ve smrkových monokulturách v ČR se tyto dřeviny z větší části odstraňují (<http://pbl.fri13.net/>, 19. 12. 2004). Pravděpodobnějším vysvětlením odlišných počtů nalezených druhů se mi však jeví rozdíly ve velikosti a stáří studovaných ploch – Punntila et al. (1996) studovali mladší věkové kategorie lesních porostů a výzkum Punntily et al. (1991) probíhal na území o rozloze 4 a více hektarů.

Nejpočetnější druhy v našem výzkumu byly *Myrmica ruginodis*, *Formica fusca*, *Formica sanguinea*. Punntila et al. (1991) i Niemelä et al. (1996) uvádějí jako nejpočetnější druhy smrkových lesů *Formica aquilonia*, *F. sanguinea*, *M. ruginodis*, *Myrmica sulcinodis*, *Camponotus herculeanus*, *Formica lemani* a *Lasius niger*. V Jizerských horách hojná *F. fusca* je běžným druhem i ve finských smrkových lesích. Naopak při našem výzkumu zřídka zaznamenaný *L. niger* byl ve Finsku velmi početným druhem. V lesích střední Evropy je *L. niger* běžným druhem vyskytující se na různých typech stanovišť (Czechowski et al. 2002). Absence pozorování *F. aquilonia* je pravděpodobně způsobena jeho sporadickým výskytem ve střední Evropě, oproti Skandinávii, kde patří mezi nejhojnější druhy (Punntila et al 1996). *F. lemani* a *M. sulcinodis* jsou vyloženě horské druhy (Czechowski et al. 2002), čímž lze vysvětlit jejich nepřítomnost v mém výzkumu, situovaném pouze na úpatí hor (620-760 m n. m).

5.2. Studované ekologické faktory

Faktory, které v našem výzkumu významně ovlivňovaly výskyt jednotlivých druhů mravenců jsou *potravní nabídka, světlo, stáří porostu, teplota půdy, podrost, vlhkost a*

teplota vzduchu. Jednotlivé druhy studovaných mravenců nebyly významně ovlivněny faktory *děšť* a *čas*. Dále se zaměřím na jednotlivé studované faktory.

Potravní nabídka a podrost

Potravní nabídka na bylinné vegetaci (*smyky*) je faktorem, jež vysvětluje nejvíce variability. Úzce koreluje s další nezávislou proměnou *podrost* a také s *potravní nabídkou* odchycenou do zemních *pastí*. Ze vztahu mezi potravní nabídkou v bylinné vegetaci a podrostem lze usuzovat, že množství potravní nabídky úzce souvisí s hustotou a pokryvností podrostu. Za potravu mravenců slouží nejen bezobratlí živočichové, ale také medovice získávaná od mšic (Hölldobler, Wilson 1990). Mšice se častěji vyskytují v porostech s vyšším zastoupením podrostu (Laine, Niemelä 1989). Oproti tomu Sorvari a Hakkarainen (2005) pozorovali na dvouletých pasekách snížení dostupnosti potravy mravenců, kterou přičítají značnému poškození jejich biotopu.

Potravní zdroje a od nich se odvíjející aktivita mravenců jsou ovlivňovány nejen množstvím, ale i druhovou pestrostí a strukturou vegetace (Elmes, Wardlaw 1982). Na obhospodařovaných plochách se vyskytuje větší množství potravních zdrojů – kořisti i nektaru (Elmes, Wardlaw 1982, Yi, Moldenke 2005). Na stanovištích s hustým podrostem jsem nejčastěji nacházela druhy *F. sanguinea*, *M. rubra*, *Myrmica rugulosa* a *Lasius platythorax*. Rovněž podle Thomase (1979) jsou právě *F. sanguinea*, *L. platythorax* a *M. rubra* druhy, které se vyskytují na stanovištích s vysokou hustotou porostů lipnicovitých rostlin. Podle něho vyhledávají stanoviště s hustou vegetací a vysokou potravní nabídkou. Vztah mezi podrostem a výskytem vybraných druhů mravenců byl popsán ve více publikacích. Přítomnost druhů *M. ruginodis* a *M. rubra*, jež obvykle shání potravu v bylinném patře, nebyla ovlivněna nárůstem vegetace ani o několik centimetrů (Thomas 1979). Jiné druhy jako např. *Formica truncorum*, *Formica pratensis* se naopak hustému podrostu a vysoké travní vegetaci vyhýbají, neboť zdroje potravy vyhledávají zejména na stromech a keřích (Mabelis, Korczyńska 2001). S tím souhlasí mé pozorování *F. pratensis*, zaznamenaného pouze v tyčovinách s absencí podrostu.

Světlo

Světlo je druhým nejprůkaznějším faktorem vysvětlujícím variabilitu ve výskytu jednotlivých druhů mravenců. Lokality s větším světelným požitkem obsazovali mravenci *L. platythorax*, *F. sanguinea*, *M. rubra* a *M. rugulosa*. Podle literatury

(Czechowski et al. 2002) se *L. platythorax* světlým lokalitám naopak vyhýbá. Vzhledem k tomu, že byl zaznamenán v mlazinách, kde se střídají otevřené plošky s plochami hustě porostlými, mohlo být hnízdo umístěno ve tmavší části porostu a mravenci mohli vycházet za potravou (návnadou) na osvětlené plošky. *F. sanguinea* a *M. rubra* jsou Czechowskim et al. (2002) označovány za polytopní až eurytopní druhy bez úzké vazby na stanoviště. Druh *M. rugulosa* označují za teplomilný druh obývající především lesní paseky, což odpovídá i mým výsledkům. Za druhy, které nevyhledávaly plochy s velkým množstvím světla, lze považovat *F. fusca*, *C. herculeanus*, *L. niger*, *Manica rubida*, *F. truncorum*. Za eurytopní druh je označován i *F. fusca*, jež nemá zvláštní nároky na charakter biotopu. *C. herculeanus* preferuje alespoň částečně zastíněná místa, ostatní druhy jsou však světlomilné (Czechowski et al. 2002). Množství dopadajícího slunečního záření je ovlivňováno hustotou a strukturou vegetace (López et al. 1992) a mírou zápoje korunového patra (Punttila 1996). Dauber et al. (2006) uvádí, že míra zápoje korunového patra ovlivňuje strukturu společenstva mravenců. Považují přítomnost či nepřítomnost korunového patra pouze za hrubý ukazatel podmínek prostředí. S přibývajícím stářím dochází k uzavírání korunového patra smrkových porostů a tím i ke snižování množství dopadajícího slunečního záření. Z pěti pozorovaných věkových tříd nejsou dospělé porosty nejstinnější, neboť nejzastíněnější plochy byly zaznamenány v tyčovinách. U dospělých smrkových monokultur se míra korunového zápoje snižuje zejména vlivem lesních probírek, čímž dochází k opětovnému prosvětlení. Toto opětovné částečné prosvětlení lokalit není pro mravence příliš zřetelné, neboť jejich početnost ani diverzita se v dospělých porostech nijak výrazně nezvyšuje.

Světlé mýtiny vzniklé holosečným hospodařením kolonizují především pionýrské druhy (r- strategové; Punttila et al. 1991). Prosvětlený les s občasným výskytem mýtin byl obydlen druhy *F. fusca*, *F. sanguinea*, *L. niger* (Punttila et al. 1996). Agresivní druhy mravenců snáší poměrně velké množství slunečního záření (Punttila et al. 1996). V našem případě prosvětlené lokality obýval druh *F. sanguinea*, který je známý jako otrokářský druh s vysokou agresivitou (Punttila et al. 1996). Druh *F. pratensis* se vyskytoval ve velkém počtu v tyčovinách. Z ordinačního diagramu můžeme vyčíst, že tento druh preferoval stinné lokality. Ale podle Mabelis, Korczyńska (2001) tento druh preferuje suché lokality v otevřených porostech. Rozpor ve výsledcích může být vysvětlen přítomností mladších porostů nacházejících se v okolí plochy s výskytem *F. pratensis*. Je známo, že potravní cesty druhů rodu *Formica* mohou být

dlouhé několik desítek metrů (Zacharov 1984). Je tedy pravděpodobné, že tento druh v tmavých tyčovinách pouze sháněl potravu a hnízdo měl umístěné v mladších, světlejších plochách opodál.

Vlhkost

Také vlhkost průkazně vysvětluje výskyt mravenců. Ke stejnému závěru došli např. Punttila et. al (1996) či Savolainen a Vepsäläinen (1989). Punttila a Haila (1996) zjistili, že na vlhkých stanovištích dokáží kolonie *M. ruginodis* přežít negativní působení požárů. Tato proměnná je ovlivňována propustností půdního substrátu, geomorfologií, přítomností vodních zdrojů i množstvím spadlých srážek. Množství srážek na lokalitě je z dlouhodobého hlediska nadprůměrné. Vlhká stanoviště vyhledával druh *F. pratensis*. Výskyt suchomilného druhu *F. pratensis* na vlhkých lokalitách je zřejmě opět ovlivněn jeho dlouhými potravními stezkami, hnízda se mohla vyskytovat v blízkých sušších ploškách. *L. platythorax* je druh obývající vlhčí biotopy i podmáčené lokality. Při mém výzkumu byl zmiňovaný druh zaznamenán na slunných a sušších lokalitách. Markó a Czechowski (2004) poukazují na fakt, že vlhkost je méně důležitá pro aktivitu mravenců. Vliv vlhkosti pozorovali u druhů *Lasius psammophilus* a *Formica cinerea*. Při sledování aktivity na návnadách zjistili, že *L. psammophilus* preferuje nižší teploty a vyšší relativní vlhkost, ale při velké potravní nabídce aktivoval při vyšších teplotách a nižší vlhkosti. Je tedy možné, že ovlivnění potravním zdrojem je významnější než ovlivnění vlhkostí (Markó, Czechowski 2004). Větší množství potravy způsobilo vyšší aktivitu, avšak za přirozených podmínek takové množství zdroje není příliš časté. Zmiňovaný posun k vyšším teplotám může vysvětlit výskyt druhu *L. platythorax* na sušších stanovištích. Při vyšší nabídce potravní nabídky na návnadách umístěných na sušších plochách zmiňovaný druh mohl reagovat posunem aktivity.

Z výsledků je patrné, že *F. sanguinea*, *M. rugulosa* a *M. rubra* se vyskytují na sušších lokalitách. Z uvedených druhů však suché lokality dle literatury (Czechowski et al. 2002) preferují pouze *F. sanguinea* a *M. rugulosa*, *M. rubra* dle uvedeného zdroje sice preferuje vlhčí lokality, ale je to zároveň druh vyskytující se na mnoha typech stanovišť. Proto je možné, že žádné ze stanovišť, na kterých byl nalezen, nebylo natolik suché, aby jej nedokázal osídlit.

Mezi druhy, které dle ordinačního diagramu nejsou významně ovlivněny vlhkostí lokality, patří *M. ruginodis*, *M. rubida*, *C. herculeanus*, *L. niger*, *F. truncorum* a *F. fusca*. Druh *M. ruginodis* je dle Czechowského et al. (2002) vázaný na vlhká

stanoviště. Z mých pozorování však jednoznačně vyplývá, že osídluje i sušší lokality. Zde je však nutno brát v potaz, že i suché lokality v horských lesích jsou pravděpodobně mnohem vlhčí než suché lokality v xerothermních územích. *M. rubida* je popisován (Czechowski et al. 2002) jako druh osídlující teplé plochy v horských oblastech. Vzhledem k nižší nadmořské výšce studijní lokality mohly být pro něho i na vlhčích stanovištích vhodné podmínky. *F. truncorum* se častěji vyskytuje na slunných plochách, avšak není úzce vázán pouze na ně. S literaturou zcela souhlasí zjištění o nezávislosti druhu *F. fusca* na vlhkosti lokality, neboť druh je znám svou eurytopií (Czechowski et al. 2002). *C. herculeanus* osídluje spíše chladnější území, o jeho výskytu v závislosti na vlhkosti však není příliš známo.

Teplota

Z výsledků vyplývá, že teplota je jedním z faktorů prostředí, který významně ovlivňuje aktivitu mravenců. Rovněž Roces a Núñez (1996) poukazují na fakt, že teplota je pro hmyz důležitým faktorem ovlivňujícím jeho aktivitu. Teplota půdy ve srovnání s teplotou vzduchu vysvětluje více variability. Teplota půdy ovlivňuje aktivitu sběru a lovu potravy (Porter, Tschinkel 1987). Markó a Czechowski (2004) pozorovali rozdíly v aktivitě mravenců, jež byly závislé na změnách teploty v povrchových vrstvách půdy. Zmiňované faktory jsou v úzké korelaci a negativně závislé na stáří porostu. Mladší porosty s vyšší teplotou jsou vyhledávány více druhy než porosty starší.

Změny v teplotě jsou způsobené strukturálními charakteristikami korunového patra lesního porostu. Jednou z nich je propustnost dopadajícího záření, které je závislé na odrazivé síle vegetace, druhou je tepelná kapacita ovlivněna hustotou vegetace (Lopéz et al. 1992). Vyšší teplota je ovlivněna množstvím dopadajícího slunečního záření na stanoviště, mladší porosty mají řídkou strukturu vegetace, čili větší množství dopadajícího záření (Lopéz et al. 1992). Přítomnost mravenců při vyšších teplotách může být ovlivněna přítomností návnad, neboť v přítomnosti většího potravního zdroje může dojít k posunu tolerance vyšších hodnot teploty (Roces, Núñez 1996).

Rozsah teploty vzduchu, při němž byla sledována určitá aktivita druhů, se pohyboval od 10 do 35 °C. Lopéz et al. (1992) při svých výzkumech zjistili, že dělnice druhu *Messor barbarus* shání potravu v teplotním rozsahu od 3 do 36 °C, přičemž preferovaly chladnější teploty svého okolí a při vysokých teplotách se vracely do hnízda. Tento rozsah teplot je v porovnání s námi zjištěným rozsahem vyšší. Především se jedná o jiný druh a také výzkum probíhal v odlišných podmínkách (výzkum probíhal

v létě ve stálezelených dubových lesích). V mém výzkumu byla u většiny druhů vyšší aktivita na návnadách zaznamenána při teplotách v rozmezí 15-20 °C. Se stoupající teplotou aktivita na návnadách u většiny druhů klesala, jen *F. sanguinea* s rostoucí teplotou vzduchu vykazovala na návnadách vyšší aktivitu. Podle Czechowskeho et al. (2002) tento druh preferuje slunná stanoviště, kde je pravděpodobně i vyšší teplota. U druhů *F. truncorum*, *F. sanguinea* a *F. fusca* jsem zaznamenala vyšší aktivitu v rozmezí teplot 20-30 °C. Nejméně termofilní druh z rodu *Myrmica* byl *M. ruginodis*, což je o něm známo (Elmes, Wardlaw 1982, Czechowski et al. 2002). Jeho aktivita na návnadách byla nejvyšší přibližně kolem 10 °C a s rostoucí teplotou klesala. I Elmes a Wardlaw (1982) zjistili, že pro zakládání hnízd *M. ruginodis* vyhledával chladnější teploty. Potvrdili to i u druhu *M. rubra*, jež preferoval teplotu pohybující se kolem 20 °C a vyhýbala se teplotám přesahující 22 °C. Druh *C. herculeanus* s klesající teplotou vykazoval téměř lineární závislost, je to druh žijící na stinných, ale i slunných lokalitách (Czechowski et al. 2002), lze tedy předpokládat jeho širší ekologickou valenci k teplotám. Nejvyšší aktivita byla u tohoto druhu zaznamenána kolem 10 °C. S tím nesouhlasí výsledky Rocese a Núñeze (1996), kteří zjistili, že druh *Camponotus mus* Roger 1863 byl nejvíce aktivní při 17- 18 °C. Rozdíl ve výsledcích mohl být způsoben zejména laboratorními podmínkami, ve kterých druh sledovali. Vyloučit nelze ani odlišné nároky obou druhů rodu *Camponotus*.

Teplotní rozsah půdy, při němž byla zaznamenána aktivita pozorovaných druhů, se pohyboval od 10 °C do 30 °C. Chladnomilné druhy *M. ruginodis* a *M. rubra* stejně jako u teploty vzduchu i u teploty půdy vykazovaly vyšší aktivitu při nižších teplotách a její pokles při vyšších teplotách. Také Banschbach et al. (1997) při laboratorním pokusu zjistili, že *M. rubra* je druh schopný se adaptovat na chladnější teploty.

F. sanguinea má svou nejvyšší aktivitu mezi 20 až 25°C a s rostoucí teplotou půdy aktivita klesala. Porter a Tschinkel (1987) sledovali pomocí návnad aktivitu u druhu *Solenopsis invicta*. Dělnice sháněly potravu při teplotě od 15 do 43 °C, maximální míra aktivity byla zaznamenána mezi 22 a 36 °C. Markó a Czechowski (2004) zjistili u chladnomilného druhu *Lasius psammophilus* že více sháněl potravu při průměrné teplotě půdy 20,84 °C. Ale přítomnost návnad zvýšila aktivitu ve shánění potravě a průměr teploty za přítomnosti návnad dosáhl 25,37 °C. Banschbach et al. (1997) u rodu *Formica* laboratorními experimenty zjistili, že mravenci dávali pro hnízdění přednost teplotě mezi 16 a 21 °C, dělnice vystavené různým teplotám preferovaly 21 před 26 °C, při sledování aktivity dělnic u teplot 16 °C a 21 °C žádnou preferenci nezaznamenali.

Tyto hodnoty jsou ve shodě i s mými výsledky u druhů *F. truncorum* a *F. pratensis*, kdy vykazovaly vyšší aktivitu zejména v rozmezí teplot 15-21 °C.

Děšť

Děšť je faktor vysvětlující velmi malé množství variability ve výskytu a početnosti jednotlivých druhů mravenců (tab. 6). Za deště byla aktivita mravenců na návnadách minimální, nicméně při našem sledování aktivity mravenců na návnadách přišlo velmi málo. Porter a Tschinkel (1987) uvádějí, že dešť snižoval míru shánění potravy přibližně o 40 %. Autoři nízkou aktivitu vysvětlují tím, že při dešti mravenci dočasně uzavírají otvory v hnízdech. Negativně působí na aktivitu mravenců i tlak dopadajících dešťových kapek. Také uvádějí, že dešť může smývat feromonové značení na mravenčích cestách (Porter, Tschinkel 1987). Svoji roli může hrát i snížení tělesné teploty mravenců působením deště.

Čas

Během dne se aktivita nalezených druhů lišila, mezi 14. a 16. hodinou byla nejvyšší. U druhu *M. rubra* aktivita na návnadách byla vyšší kolem 8. a 18. hodiny (obr. 5). Při rojení druhu *Myrmica americana* Weber, 1939 se na studované lokalitě jedinci vyskytovali mezi 9. a 18. hodinou, s nejvyšší aktivitou mezi 13. až 16. hodinou (Kannowski, Kannowski 1957). Poukazují ale na skutečnost, že aktivita při páření byla více ovlivněna teplotou a deštěm. Většina druhů shání potravu během dne a při vyšších teplotách, ale např. *Myrmica* a *Camponotus* jsou známí svou aktivitou také v noci při nižších teplotách (Punntila et al. 1996). Lopéz et al. (1992) tvrdí, že při shánění potravy hraje důležitější roli teplota než denní doba. Aktivita *M. ruginodis* během dne stoupala až do večerních hodin, podle Czechowski et al. 2002 je *M. ruginodis* chladnomilnější druh. Je možné, že aktivitu tohoto druhu ve večerních hodinách pozitivně ovlivňovaly nižší teploty. Podle Santini et al. (2007) některé druhy (např. *Plagiolepis pygmaea* (Latreille, 1798)) jsou více aktivní v chladnějších hodinách během dne. Aktivita některých druhů (např. *Crematogaster scutellaris* Forel, 1902) na denní době nezávisí (Santini et al. 2007). Rozdílná aktivita během dne může být dána i rozdělováním nik (Albrecht, Gotelli 2001).

Stáří porostu

Stáří porostu je jedním z faktorů vysvětlující nejvíce variability. Rovněž Dauber a Wolters (2005) zjistili, že složení společenstva mravenců se během sukcese lesního porostu lišilo. Nalezené druhy mravenců vykazovaly odlišnou závislost na stáří porostu. V různě starých porostech byly zaznamenány odlišnosti v druhovém složení společenstev mravenců, např. *F. fusca*, *F. truncorum*, *L. niger*, *C. herculeanus* se vyskytovali v mladších porostech, kdežto *M. ruginodis* preferoval starší porostní stádia. Druhová skladba mravenců v mladších porostech se lišila od druhové skladby starších porostů, rozdělení druhů mravenců na pasekách, v kulturách a mlazinách bylo rovněž odlišné. I v literatuře existují poznatky o tom, že lesní porosty různého stáří odrážely odlišné kolonizace mravenci (Punttila, Haila 1996).

Paseky

Na pasekách byl zaznamenán nízký počet druhů mravenců i nižší aktivita na návnadách. Druhy *F. sanguinea*, *F. fusca*, *M. ruginodis* a *M. rubra* byly pozorovány v ranných stádiích lesního porostu. Počty jednotlivých druhů mravenců se na pasekách lišily. Při vyšším počtu *F. sanguinea* byl zaznamenán nižší počet *F. fusca*, *M. ruginodis* a *M. rubra*. Vyšší početnost druhu *F. sanguinea* přisuzují její velké agresivitě a schopnosti zotročovat jiné druhy mravenců (Hölldobler, Wilson 1990). Aktivita uvedených druhů na návnadách na pasekách byla oproti aktivitě týchž druhů v kulturách a mlazinách nižší. Cobert (1995) tvrdí, že tato stanoviště jsou vyhledávána především pionýrskými druhy, které mají vysoký rozsah tolerance k podmínkám prostředí. Nízký počet druhů v dvouletých porostech zaznamenali i Punttila et al. (1991). Zjistili, že v kolonizaci pasek existují specifické rozdíly. Průkopnické druhy, jež jsou schopny nezávisle zakládat kolonie, byly následovány druhy využívající dočasný parazitizmus (zakládání kolonií v hnízdech jiných druhů). Např. *F. sanguinea* je známá svou schopností zakládat své kolonie pomocí dočasného hnízdního parazitismu v hnízdech pionýrských druhů (Hölldobler, Wilson 1990). Naproti tomu Niemelä et al. (1996) zjistili, že rok po holoseči na lokalitě stále dominovali lesní mravenci. Tzv. lesní mravenci se řadí do podrodu *Formica*. Druh *F. sanguinea* patří do podrodu *Raptiformica* (Czechowski et al. 2002). Na pasekách jsem nezaznamenala přítomnost druhů podrodu *Formica*, což potvrzují poznatky Punttily et al. (1991), kteří zjistili, že teritoriální druhy podrodu *Formica* kolonizují plochy po holoseči mezi posledními.

Schopnost efektivně kolonizovat stanoviště závisí nejen na rozdílech mezi lokalitami, ale i na jejich původním stavu (Cobert 1995). Nižší počet nalezených druhů na pasekách mohl být také ovlivněn charakterem sousedních ploch a jejich stářím. Podle Maeta a Sata (2002) společenstva mravenců v mladých porostech jsou ovlivňována zbytky starých porostů v okolí. I podle analýzy Daubera a Wolterse (2004) druhové složení společenstva ovlivňuje blízké okolí.

Mlaziny, kultury

Na lokalitách s rozvolněným porostem a uvolněným stromovým patrem se vyskytovalo více druhů než ve starších porostech a na pasekách (obr. 10, 11). Vesměs to jsou druhy preferující otevřená stanoviště – *F. fusca*, *F. truncorum*, *F. sanguinea*, *C. herculeanes*, *L. niger*, *L. platythorax*, *M. rugulosa*, *M. ruginodis*, *M. rubra* a *M. rubida*. Nalezené druhy vykazovaly vysokou aktivitu v lesních porostech starých 3-19 let (mlazina, kultura). S tím jsou v souladu i výsledky Punttily et al. (1994), kteří uvádí, že největší počet druhů byl zaznamenán v mladších věkových třídách lesního porostu s významným rozdílem mezi nejmladším a nejstarším porostem. Niemelä et al. (1996) mezi druhy s vysokým výskytem řadí např. *F. fusca*, *F. sanguinea*, *L. niger* a *M. sulcinodis*. Tyto druhy byly početné zvláště v 10letých a 14/20letých boreálních lesích, kdežto v mladších nebo starších porostech byly dělnice zmiňovaných druhů zaznamenány jen příležitostně. Odůvodňují to tím, že kolonie těchto druhů jsou závislé na přímém slunečním záření a vyžadují otevřené porosty a neuzavřená stromová patra. Také výsledky Punttily (1996) naznačují, že druhová skladba lesních porostů je ovlivněna hustotou korunového patra. Účinek korunového patra sledoval u druhů *F. sanguinea* a *F. truncorum*, které byly schopny se vyvíjet do velmi silných kolonií jen do té doby, než se uzavřelo korunové patro. Naopak výsledky jiných autorů (Domish et al. 2005) naznačují, že v důsledku lesního hospodaření a průběžných lesohospodářských zásahů se lesní mravenci ve 20letých porostech nevyskytovali. Tuto skutečnost přisuzují zejména destruktivním metodám (hloubkové orbě) používaných v minulosti, jež zničily hnízda lesních mravenců.

Jediný druh, jež se vyskytoval ve všech porostních stádiích byl *M. ruginodis*. Počet jeho pozorování na návnadách se s rostoucím stářím porostu zvyšoval. Také Punttila a Haila (1996) prokázali výskyt druhu *M. ruginodis* ve všech věkových třídách porostu. Punttila et al. (1991, 1994) zjistili, že *M. ruginodis* byl nejvíce početný v 10letých porostech. Vysvětlují velmi vysokou počáteční hustotu tohoto druhu tím, že benefituje

v nepřítomnosti teritoriálních druhů v podmínkách mezi prvními kolonizujícími druhy. Z mých výsledků ale vyplývá, že aktivita zmiňovaného druhu byla v mladších porostech nižší a největší výskyt byl pozorován v porostech starších 50 let.

V mladších porostech ve Finsku byly početnější druhy *F. sanguinea* a *C. herculeanus* (Puttila et al. 1991). V mém výzkumu byli také *F. sanguinea* i *C. herculeanus* nejčastěji pozorováni v mladších věkových třídách porostu. Ve studovaných kulturách byla aktivita druhu *F. sanguinea* na návnadách vysoká, ale se zvyšující hustotou porostu ubývala. Puttila et al. (1991) nižší aktivitu zmiňovaného druhu vysvětlují zejména jeho neschopností nezávislého zakládání hnízd a také delším časem, který potřebují královny na hledání vhodných hnízdních lokalit.

U druhů *F. fusca* a *F. sanguinea* je zřejmé, že s rostoucím stářím smrkové monokultury klesala jejich aktivita. *F. fusca* je typickým pionýrským druhem. Vyhledává otevřené plochy a zakládá malé kolonie, které mají rychlý růst (Pisarski, Czechowski 1994). V oblastech s vysokou hustotou otrokářského druhu byla hnízda druhu *F. fusca* omezena na méně výhodné zastíněné lokality, které *F. sanguinea* využívá méně, zatímco v oblastech bez přítomnosti otrokářských mravenců tento druh hustě osídlil všechny prosvětlené lesní plochy (Punttila et al. 1996). Savolainen a Vepsäläinen (1988) zjistili, že hnízdní nájezdy *F. sanguinea* mohou zničit celou místní populaci *F. fusca*. Na druhou stranu má *F. fusca* lepší možnosti koexistovat s lesními mravenci než *F. sanguinea*, protože se vyhýbá agresivním střetům (Punttila et al. 1996). Z našich výsledků vyplývá, že stáří porostu ovlivňovalo *F. fusca* stejně jako druh *F. sanguinea*, mezidruhové vztahy však nebyly předmětem našeho výzkumu.

Se zvyšujícím se věkem smrkového porostu jsme zaznamenali pokles druhu *C. herculeanus*, nejvíce početný byl v kulturách. Také kolektiv autorů Puttila et al. (1991) zaznamenali nejvyšší početnost *C. herculeanus* na desetiletých plochách. Punttila a Haila (1996) zjistili, že počet královen *C. herculeanus* v prvních fázích lesní sukcese byl vysoký a klesal s následnou sukcesí porostu. Naproti tomu Punttila et al. (1994) zjistili v jiném výzkumu, že výskyt *C. herculeanus* byl nízký a mezi věkovými třídami se nelišil. Vysvětlují to tím, že početnost druhu *C. herculeanus* byla snižována přítomností lesních mravenců. Punttila et al. (1994) tento malý rozdíl ve výsledcích vysvětlují nedostatkem vhodných hnízdních lokalit. Punttila et al. (1991) nacházeli tyto druhy na lokalitách s pařezy. Také Punttila a Haila (1996) uvádějí, že královny nejvíce kolonizovaly pařezy, kam kladly vajíčka. Odstraňování dřevní hmoty při

lesohospodářských zásazích snižuje množství odumírajících či odumřelých stromů, následkem čehož ubývá množství vhodných hnízdních lokalit pro druh *C. herculeanus*.

Starší porosty

Většina nalezených druhů se vyskytovala v mladších porostech, ve starších porostech byly zaznamenány *M. ruginodis* a *C. herculeanus*, v malé míře i *F. fusca*. Také Punttila et al. (1994) našli v zastíněných a uzavřených starých porostech nízký počet druhů. Punttila a Haila (1996) ve starých porostech zaznamenali druhy *M. ruginodis*, *C. herculeanus*, *F. aquilonia* a *Formica lugubris*. Druhy vyskytující se v dospělých porostech se vyskytují i ve všech ostatních porostních stádiích, zároveň však v nich druhy preferující otevřená stanoviště chybějí (Niemelä et al. 1996). *C. herculeanus* byl zaznamenán ve všech věkových třídách kromě pasek. Jelikož *F. fusca* je druh otevřených stanovišť, domnívám se, že na jediné ploše dospělých porostů (D5 na obr. 3) se vyskytoval z důvodu lovu a shánění potravy. Punttila et al. (1994) tvrdí, že *F. fusca* často hnízdí v dobře prosvětlených fragmentech starého lesa a na jeho okrajích (Punttila 1996).

V mém výzkumu je *M. ruginodis* jediným druhem, který vyhledával všechna porostní stadia. Jeho aktivita byla nejvyšší ve starších porostech. Stejného výsledku dosáhli při svých výzkumech i Punttila et al. (1994), zmiňovaný druh nejvíce vyhledával porosty staré 40-80 let.

6. ZÁVĚR

Hlavním cílem práce bylo zjistit, zda se liší společenstva mravenců v jednotlivých porostních stádiích lesa. Zároveň byly studovány vybrané faktory prostředí a jejich vliv na jednotlivé druhy mravenců.

Výzkum situovaný do druhotných smrkových monokultur probíhal během letní sezóny roku 2005 a 2006 na jižním úpatí Jizerských hor. Bylo vybráno 5 porostů různého stáří [paseka (2-3 let), kultura (3-9 let), mlazina (8-19 let), tyčovina (34-43 let), dospělý porost (88-108 let)], každý v pěti opakováních. Celkem bylo tedy studováno 25 ploch, na kterých byly měřeny následující parametry prostředí: teplota vzduchu, teplota půdy, množství světla, zápoj podrostu a potravní nabídka. Strukturu společenstva mravenců v jednotlivých stádiích smrkových monokultur jsem zjišťovala pomocí návnad. Návnady obsahovaly bílkovinou (tuňáka) a cukernou složku (med). Během periodických pozorování (od 8 do 19 hodiny) byly na návnadách zaznamenávány počty jednotlivých druhů mravenců. V každém porostu bylo provedeno celkem 12 pozorování mravenců na návnadách.

Výsledky potvrzují moji hypotézu, že společenstva mravenců jsou ovlivňována lesním hospodařením, resp. změnami vybraných abiotických a biotických faktorů prostředí, která jsou jeho důsledkem. Struktura společenstva mravenců se v jednotlivých porostních stádiích liší. Na pasekách, kde chyběl souvislý porost a plochy byly mnohem více prosvětlené než starší věkové kategorie lesa, byl zaznamenán nízký počet druhů, což je pravděpodobně způsobeno nedostatkem času potřebného pro kolonizaci lokalit. Nejvíce druhů i jedinců bylo zaznamenáno v kulturách a mlazinách (8 druhů z 11ti nalezených), které pravděpodobně poskytují nejvhodnější prostředí pro hnízdění, rozmnožování a hledání potravy. I druhy podrodu *Formica*, známí svou K-strategií, vyhledávali mladší porostní stádia. Jedinou výjimku tvořil druh *Formica pratensis* zaznamenaný v tyčovínách, který se ve starších porostech vyskytoval pravděpodobně pouze z důvodu lovu potravy. Ve starších porostech (34-108 let) se opět vyskytovalo méně druhů (4 druhy z 11ti nalezených).

V závislosti na stáří porostu se měnily i ostatní studované parametry prostředí, které následně ovlivňovaly přítomnost jednotlivých druhů mravenců na návnadách. Největší část variability pozorovaných druhů vysvětluje: potravní nabídka bylinného podrostu, světlo, stáří porostu, teplota půdy a vzduchu, zápoj podrostu a vlhkost. Nižší vliv na variabilitu výskytu jednotlivých druhů byl prokázán u potravní nabídky

odchycené do zemních pastí, deště a času. Většina druhů obývala prosvětlenější lokality (kultury, mlaziny) s vyšší nabídkou potravy v podrostu. Na světlo byly nejvíce vázány druhy *Formica sanguinea*, *Myrmica rubra*, *Myrmica ruginodis* a *Lasius platythorax*. Teplota vzduchu v úzkém vztahu s teplotou půdy a stáří porostu velmi ovlivňovaly druhy *Formica fusca*, *Formica truncorum*, *Lasius niger*, *Camponotus herculeanus*, *Myrmica ruginodis* a *Manica rubida*. Denní dobou byly druhy ovlivněny méně a při dešti mravenci vykazovali nižší aktivitu. Z výsledků vyplývá, že lesní hospodaření mění abiotické i biotické parametry prostředí a následně ovlivňuje výskyt jednotlivých druhů mravenců ve společenstvech.

Pro určení pozitivního či negativního vlivu lesního hospodaření by bylo nutné tyto vlivy hlouběji prostudovat a ověřit. Jako podklad pro další výzkumy je možno využít výsledky této práce.

7. L I T E R A T U R A

- Albrecht, M., Gotelli, N.J., 2001:** Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134 – 141.
- Alonso, L.E., 2000:** Ants as indicator of diversity. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (ed. by D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz), pp. 80-88. Smithsonian institution press, Washington, D.C.
- Andersen, A.N., 1990:** The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe.
- Andersen, A.N., 1991:** Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica* 23: 575 – 585.
- Andersen, A.N., 1995:** A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22: 15-29.
- Andersen, M., 1991:** An ant-aphid interaction: *Formica fusca* and *Aphthargelia symphoricarpi* on Mount St. Helens. *American Midland Naturalist* 125: 29-36.
- Anonymous, 2004:** Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2004. MZe České republiky, Praha.
- Arnan, X., Rodrigo, A., Retana, J., 2006:** Post-fire recovery of Mediterranean ground ant communities follows vegetation and dryness gradients. *Journal of Biogeography* 33: 1246-1258.
- Bailey, J.W., 1920:** Some relations between ants and fungi. *Ecology*, Vol.1, No. 3.: 174-189.
- Banschbach, V.S., Levit, N., Herbers, J.M., 1997:** Nest temperatures and thermal preferences of a forest ant species: is seasonal polydomy a thermoregulatory mechanism. *Insectes Sociaux* 44: 109 – 122.
- Bestelmeyer, B.T., 2000:** The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69: 998-1009.
- Boháč, P., Kolář, J., 1996:** Vyšší geomorfologické jednotky České republiky. ČÚZK, Praha.
- Braschler, B., Baur, B., 2003:** Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. *Ecological Entomology* 28: 651-658.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C., 2002:** Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16: 909-923.
- Cobert, S.A., 1995:** Insects, plants and succession: advantages of long-term set-aside. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 53: 201-217.
- Czechowski, W., Radchenko, A., Chechowskac, W., 2002:** The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Museum and institute of zoology PAS, Warszawa.

- Dauber, J., Bengtsson, J., Lenoir, L., 2006:** Evaluating effects of habitat loss and land-use continuity on ant species richness in seminatural grassland remnants. *Conservation Biology* 20: 1150-1160.
- Dauber, J., Wolters, V., 2004:** Edge effects on ant community structure and species richness in an agricultural landscape. *Biodiversity and Conservation* 13: 301 – 915.
- Dauber, J., Wolters, V., 2005:** Colonization of temperate grassland by ants. *Basic and Applied Ecology* 6: 83-91.
- Deslippe, R.J., Savolaninen, R., 1995:** Sex investment in a social insect: the proximate role of food. *Ecology* 76: 375-382.
- Domisch, T., Finér, L., Jurgensen, M.F., 2005:** Red wood ant mound densities in managed boreal forests. *Annales Zoologici Fennici* 42: 277 – 282.
- Elias, M., Rosengren, R., Sundström, L., 2005:** Seasonal polydomy and unicoloniality in a polygynous population of the red wood ant *Formica truncorum*. *Journal Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 339-349.
- Elmes, G.W., Wardlaw, J.C., 1982:** A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. II. Effect of above-nest vegetation. *Journal of Animal Ecology* 51: 665 – 680.
- Floren, A., Freking, A., Biehl, M., Linsenmair, K.E., 2001:** Antropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical ant communities. *Ecography* 24: 547-554.
- Gallé, L., 1991:** Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology* 14: 31-37.
- Gano, K.A., Rogers, L.E., 1983:** Colony density and activity times of the ant *Camponotus semitestaceus* (Hymenoptera, Formicidae) in a shrub steppe community. *Annals of the Entomological Society of America* 76 (6): 958-963.
- Gibb, H., Hochuli, D.F., 2003:** Nest relocation in the golden spiny ant, *Polyrhachis ammon*: environmental cues and temporal castes. *Insectes Sociaux* 50: 323 – 329.
- Golden, D.M., Crist, T.O., 2000:** Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge. *Oikos* 90: 525-538.
- Green, W. P., Pettery, D.E., Switzer, R.E., 1998:** Formicarious pedons, the initial effect of mound-building ants on soils. *Soil Survey Horizons* 39: 31 – 60.
- Greenslade, P.J.M., Greenslade, P., 1977:** Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insectes Sociaux* 24: 163 – 182.
- Hannonen, M., Helanterä, H., Sundström, L., 2004:** Habitat age, breeding system and kinship in the ant *Formica fusca*. *Molecular Ecology* 13: 1579-1588.
- Holec, M., Frouz, J., 2005:** Ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in reclaimed and unreclaimed brown coal mining spoil dumps in the Czech Republic. *Pedobiologia*: 49: 345-357.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1990:** *The Ants*. Springer Verlag, Berlin.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1995:** *Cesta k mravencům*. Academia, Praha.
- Hruška, J., 1982:** Ochrana a racionální využití mravenců rodu *Formica*. Okresní výbor Českého svazu ochránců přírody v Prachaticích. Prachatice.

- Kannowski, P.B., Kannowski, P.M., 1957:** The mating activities of the ant *Myrmica americana* Weber. The Ohio Journal of Science 57 (6): 371-374.
- Katayama, N., Suzuki, N., 2003:** Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). Applied Entomology and Zoology 38: 427-433.
- Laine, K.J., Niemelä, P., 1989:** Nests and nest sites of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae) in subarctic Finland. Ann. Entomol. Fennici 55: 81 – 87.
- Lepš, J., Šmilauer, P., 2003:** Multivariate analysis of ecological data using Canoco. Cambridge University Press, Cambridge, 269 pp.
- Lobry de Bruyn, L.A., 1999:** Ants as bioindicators of soil function in rural environments. Agriculture, Ecosystems and Environment 74: 425 – 441.
- Lopéz, F., Serrano, J.M., Acosta, F.J., 1992:** Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant *Messor barbarus* (L.). Vegetatio 99-100: 119-128.
- Mabelis, A.A., 1994:** Flying as a survival strategy for wood ants in a fragmented landscape (Hymenoptera, Formicidae). Mem. Zool. (Warsaw) 48: 147-170.
- Mabelis, A.A., Korczyńska, J., 2001:** Dispersal for survival: Some observations on the trunk ant (*Formica truncorum* Fabricius). Netherlands Journal of Zoology 51 (3): 299 – 321.
- Mackovčín, P., Sedláček, M., Kuncová, J. (eds.), 2002:** Liberecko. In: Mackovčín P a Sedláček M. (eds.): Chráněná území ČR, svazek III., Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha, 331 pp.
- Maeto, K., Sato, S., 2002:** Impacts of forestry on ant species richness and composition in warm-temperate forests of Japan. Forest Ecology and Management 187: 213 – 223.
- Markó, B., Czechowski, W., 2004:** *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: conflicts and coexistence. Annales Zoologici (Warszawa) 54 (2): 365 – 378.
- Mori, A., Grasso, D.A., Moli, F., 2000:** Raiding and foraging behavior of the Blood-Red Ant, *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Journal of Insect Behavior 13: 421-438.
- Morrison, L.W., 1998:** The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. Ecology 79: 1135-1146.
- Neumann, F.G., 1992:** Responses of foraging ant populations to high-intensity wildfire, alvage logging and natural regeneration processes in Eucalyptus regnans regrowth forest of the Victorian Central Highlands. Australian Forestry 55: 29 – 38.
- Nielsen, M.G., 1986:** Ant nests on tidal meadows in Denmark. Entomologia generalis 11 (3-4): 191-195.
- Niemelä, J., Haila, Y., Punttila, P., 1996:** The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. Ecography 19: 352 – 368.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., 1996:** Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. Oecologia 108: 577-582.

- Pisarski, B., Czechowski, W., 1994:** Ways to reproductive success of wood ant queens. *Memorabilia zoologica* 48: 181 – 186.
- Porter, S.D., Tschinkel, W.R., 1987:** Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): Effects of weather and season. *Environmental Entomology* 16: 802 – 808.
- Portha, S., Deneubourgh, J.L., Detrain, C., 2002:** Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behavioral Ecology* 13: 776-781.
- Punttila, P., 1996:** Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos* 75: 281- 298.
- Punttila, P., a Haila, Y., 1996:** Colonisation of a burned forest by ants in the southern Finnish Boreal Forest. *Silva Fennica* 30(4): 421- 435.
- Punttila, P., Haila, Y., Niemelä, J., Pajunen, T., 1994:** Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologici Fennici* 31: 131-144.
- Punttila, P., Haila, Y., Pajunen, T., Tukia, H., 1991:** Colonisation of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey. *Oikos* 61: 250-262.
- Punttila, P., Haila, Y., Tukia, H., 1996:** Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interaction. *Ecography* 19: 16-28.
- Quitt, E., 1975:** Klimatické oblasti ČSR. 1:500 000. Geodetický ústav ČSAV Brno, Brno.
- Radchenko, A., Czechowski, W., Czechowskac, W., 1997:** The genus *Myrmica* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) in Poland – a survey of species and a key for their identification. *Annales zoologici* 47: 481-500.
- Retana, J., Cerdá, X., 2000:** Patterns or diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia* 123: 436-444.
- Roces, F., Núñez, J.A., 1996:** A circadian rhythm of thermal preference in the ant *Camponotus mus*: masking and entrainment by temperature cycles. *Physiological Entomology* 21: 138- 142.
- Santini, G., Tucci, L., Ottonetti, L. 2007:** Competition trade-offs in the organisation of a Medeterranean ant assemblage. *Ecological entomology* 32: 319-326.
- Savolainen, R., Vepsäläinen, K., 1989:** Niche differrentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56: 3-16.
- Savolainen, R., Vepsäläinen, K., 1988:** A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51: 135-155.
- Seifert, B., 1991:** *Lasius platythorax* N-SP, a widespread sibling species of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae). *Entomologica Generalis* 16: 69-81.
- Schoereder, J.H., Sobrinho T.G, Ribas C.R., 2004:** Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Australian ecology* 29: 391-398.
- Sorvari, J., Hakkarainen, H., 2005:** Deforestation reduces nest mound size and decreases the production of sexual offspring in the wood ant *Formica aquilona*. *Annales Zoologici Fennici* 42: 259-267.

- Sorvari, J., Hakkarainen, H., 2007:** Forest clearing and sex ratio in forest-dwelling wood ant *Formica aquilonia*. Naturwissenschaften. In press.
- Suominne, O., Danell, K. and , Bergström, R., 1999:** Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forests. *Oikos* 84: 215 – 226.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 1998:** CANOCO Reference Manual and User`s Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca.
- Thomas, J.A., 1979:** The extinction of the Large Blue and the conservation of the Black hairstreak butterflies (a contrast of failure and success). Report of the Institute of Terrestrial Ecology: 19-23.
- Tomášek, M., 2003:** Půdy České republiky. Česká geologická služba, Praha.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R., 1990:** The effect of interference by Formicinae ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* 59: 643-654.
- Vepsäläinen, K., Pisarski, B., 1982:** Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19: 327 – 335.
- Wolff, A., Debussche, M., 1999:** Ants as seed dispersers in a mediterranean old-field succession. *Oikos*, 84: 443-452.
- Yi, H., Moldenke, A., 2005:** Response of ground-dwelling arthropods to different thinning intensities in young douglas fir forests of Western Oregon. *Environmental Entomology* 34: 1071-1080.
- Yrjölä, T., 2002:** Forest management guidelines and practices in Finland, Sweden and Norway, European forest institute, Internal report no.11.
- Zacharov, A.A., 1984:** Sociální struktury mravenišť. Okresní výbor Českého svazu ochránců přírody v Prachaticích. Prachatice.